

**ANNALES
DE
L'AMÉLIORATION
DES
PLANTES**

VOLUME 16

1966
TRIMESTRIEL

NUMÉRO 1



**INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE
AGRONOMIQUE**

AAP16.1

AVIS AUX LECTEURS

Les Annales publiées par l'I. N. R. A. comportent les huit séries suivantes :

- ANNALES AGRONOMIQUES.** — Agronomie générale et science du sol. — 6 fascicules par an.
ANNALES DE PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE. — 4 fascicules par an.
ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES. — 4 fascicules par an.
ANNALES DES ÉPIPHYTIES. — Pathologie végétale, zoologie agricole, phytopharmacie. — 4 fascicules par an.
ANNALES DE L'ABEILLE. — 4 fascicules par an.
ANNALES DE ZOOTECHNIE. — 4 fascicules par an.
ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE. — 4 fascicules par an.
ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE. — 4 fascicules par an.

AUTRES PUBLICATIONS RÉCENTES de l'I. N. R. A.

- Monographie des principales variétés de Pêchers. Période 1950-1962,**
 par J. Hugard et R. Saunier.
 368 p., 1966..... 45,00 F : Franco 48,00 F
- Étude des communautés mycopéricarpiques du caryopse de blé, par**
 J. Ponchet.
 111 p., 1966..... 15,00 F : Franco 16,00 F
- Contribution à l'étude des protéines de Blé. Influence des facteurs**
 génétiques, agronomiques et technologiques, par P. Feillet.
 94 p., 1965..... 15,00 F : Franco 16,00 F
- Quelques aspects des relations nutritionnelles entre la gestation et la**
 lactation chez la Truie, par E. Salmon-Legagneur.
 137 p., 1965..... 20,00 F : Franco 21,00 F
- Physiologie nutritionnelle et sevrage des Porcelets. Séminaire inter-**
 national organisé par l'Institut national de la Recherche agrono-
 mique. Paris 23-25 septembre 1964, publié par E. Salmon-Legagneur
 et A. Aumaitre.
 236 p., 1965..... 23,00 F : Franco 24,00 F
- Compte rendu du colloque sur « le problème des oiseaux sur les**
 aérodromes ». Nice, 25-27 novembre 1963, publié par R. G. Busnel
 et J. Giban:
 328 p., 1965..... 40,00 F : Franco 42,00 F
- La classification des minéraux argileux, par G. Pedro.**
 108 p., 1965..... 22,00 F : Franco 23,00 F
- Identification d'une nouvelle maladie à virus de la vigne, « la flavescence**
 dorée ». Étude des phénomènes de localisation des symptômes et
 de rétablissement, par A. Caudwell.
 193 p., 1965..... 24,00 F : Franco 25,00 F
- Les variétés d'Avoine cultivées en France, par C. Moule.**
 404 p., 1964..... 50,00 F : Franco 53,00 F
- L'eau et la production végétale.**
 450 p., 1963..... 38,00 F : Franco 40,00 F
- Les maladies des plantes maraîchères. Volume I, par C. M. Messiaen**
 et R. Lafon.
 153 p., 57 fig., 1963..... 20,00 F : Franco 21,00 F
- Les maladies des plantes maraîchères. Volume II, par C. M. Messiaen**
 et R. Lafon.
 176 p., 57 fig., 1965..... 25,00 F : Franco 26,00 F

Les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78-Versailles.

Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications, par virement postal à son compte courant : Paris 9064-43 sans mentionner d'adresse ou par bons U.N.E.S.C.O.

Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.

A Paris, bureau de vente, 149, rue de Grenelle.



**ANNALES
DE
L'AMÉLIORATION
DES
PLANTES**

**VOLUME 16
1966**



INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

**ANNALES
DE
L'AMÉLIORATION
DES
PLANTES**

VOLUME 16

1966

NUMÉRO 1

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des
auteurs et de l'Institut national de la Recherche agronomique,
à l'exception des sommaires et résumés.

RECHERCHES SUR L'ORIGINE DES HYBRIDES NATURELS *FESTUCA LOLIACEA* 2N ET 3N PAR LA MORPHOLOGIE ET LA CYTOGÉNÉTIQUE COMPARATIVES

S. ESSAD

avec la collaboration technique de Bernadette FLÉCHON

Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles

SOMMAIRE

L'existence de *Festuca loliacea* 3n et leur fréquence d'apparition relativement à celle des hybrides naturels 2n pose le problème de leur origine génétique. On sait en effet que les espèces parentes sont diploïdes et que les hybrides diploïdes *Lolium perenne* × *Festuca pratensis* produisent une fréquence importante (10 à 60 p. 100) de descendants triploïdes. La contribution de l'étude présente à ce problème repose sur l'apport d'analyses morphologiques et cytogénétiques, celles-ci soulevant de nouvelles questions.

I. — INTRODUCTION

Les hybrides naturels supposés issus du croisement *Lolium perenne* L. × *Festuca pratensis* HUDS. ont été décrits depuis la fin du XVIII^e siècle. CURTIS leur donna le nom de *Festuca loliacea* (1777-1787), désignation retenue par JENKIN (1933) à qui l'on doit les premières recherches d'hybridations expérimentales entre les espèces parentes. Celles-ci sont diploïdes ($2n = 14$) de même que les hybrides F₁ expérimentaux qui ont été réalisés entre elles à ce niveau. Cependant il apparaît de façon incontestable que les populations de *Festuca loliacea* sont composées d'un mélange de formes hybrides 2n et 3n, et dans les différents échantillons analysés les formes 3n sont toujours les plus nombreuses. C'est ainsi, par exemple, que WHITTINGTON et HILL (1961) signalent 14 3n sur 18 plantes et que WIT (1965) indique 91 et 94 p. 100 de 3n pour deux autres populations. De plus ce dernier auteur distingue parmi les triploïdes les plantes de type loloïde, c'est-à-dire ressemblant davantage au *Lolium*, des plantes de type festucoïde, c'est-à-dire de tendance *Festuca* accentuée. Par

ailleurs deux analyses de méiose de tels hybrides triploïdes ont été publiées. L'une qui concerne trois plantes (PETO, 1933; THOMAS, 1937) et l'autre une seule (GAGNIEU et BRAUN, 1961). Ces publications s'accordent pour indiquer un appariement préférentiel sensible entre deux des trois génomes en présence, en opposition apparente avec les résultats d'analyse des méioses d'amphidiploïdes expérimentaux *Lolium perenne* $\times$ *Festuca pratensis* dont le comportement est typiquement antotétraploïde (ESSAD 1956, 1962; MACKEWICZ et ESSAD, non publié).

Trois hypothèses ont déjà été avancées pour expliquer l'existence et le mode de formation des hybrides naturels $3n$ qui peuvent être considérés comme des R_1 ou comme des F_1 faisant ou non intervenir une troisième espèce :

1° les hybrides F_1 $2n$ produits expérimentalement donnent naissance à des descendants de rétrocroisement (R_1) triploïdes. Leur fréquence (jusqu'à 64 p. 100), leur vigueur et leur morphologie hybride ainsi que leur possibilité d'apparition en rétrocroisements par *Lolium* ou par *Festuca* (cf. ESSAD, 1962) expliqueraient fort bien l'ensemble des caractéristiques des populations naturelles d'hybrides. Cette hypothèse a été soutenue par PETO (1933), ESSAD (1962), et WIT (1964).

2° Deux raisons ont été avancées cependant en faveur d'une origine directe des *Festuca loliacea* $3n$ à partir de leurs parents supposés : *Lolium perenne* et *Festuca pratensis*. La réduction de fréquence des trivalents à la méiose d'une part, la constance absolue du nombre triploïde de chromosomes d'autre part, ont conduit respectivement JENKIN (1955) et WHITTINGTON et HILL (1961) à supposer que ces hybrides naturels $3n$ sont des hybrides F_1 . Cette hypothèse se trouve soutenue par le travail de WIT (1959) selon lequel les croisements entre individus $2n$ d'une espèce et $4n$ de l'autre (*Festuca pratensis* notamment) sont plus fertiles que les croisements $2n \times 2n$. L'existence de populations hybrides peut alors s'expliquer par l'accumulation dans une vieille prairie d'individus fortement compétitifs (WHITTINGTON et HILL, l.c.) ainsi que par la présence de génotypes particulièrement aptes à l'hybridation des deux espèces (REUSCH, 1959). L'apport de gamétophytes diploïdes suppose soit l'existence d'individus autotétraploïdes de l'une ou (et) l'autre espèce, ce qui est possible (ESSAD, 1962), soit la formation de gamétophytes non réduits par certaines plantes $2n$ de ces espèces.

3° L'abondance des conditions nécessaires avait ainsi conduit JENKIN (1955) à envisager l'existence possible d'une espèce $4n$ inconnue, ce qui, par ailleurs, pourrait expliquer *a priori* le désaccord des méioses des *Festuca loliacea* $3n$ et des hybrides F_1 $4n$ expérimentaux *Lolium perenne* $\times$ *Festuca pratensis*.

L'accumulation des données expérimentales récentes fait apparaître la complexité des relations susceptibles d'unir, et de séparer, ces deux espèces allogames. Le problème de l'origine génétique des *Festuca loliacea* $3n$ n'en a pas été éclairci pour autant, bien au contraire. Mais l'intérêt présenté par les phénomènes physiologiques mis en cause dans les hypothèses émises, intérêt propre et intérêt lié aux problèmes d'évolution des espèces, est tel qu'il justifie une tentative de résolution du problème posé. Le matériel végétal dont nous disposons actuellement permet d'envisager la possibilité de répondre à l'un des aspects, au moins, de ce problème. Cet aspect est le suivant : les *Festuca loliacea* triploïdes peuvent-elles être des F_1 entre *Lolium perenne* et *Festuca pratensis* ?

II. — MATÉRIEL ET TECHNIQUES

1° Le matériel végétal étudié dans cette publication peut être subdivisé en deux catégories : d'une part les hybrides naturels, d'autre part les témoins de comparaison, espèces parentes et hybrides d'origine génétique connue.

Les hybrides naturels analysés sont composés de deux lots de plantes récoltées dans des pâturages, l'un en Normandie (Le Pin-au-Haras, Orne) et l'autre en Hollande, à l'embouchure du Rhin (1), qui comprennent respectivement 6 et 11 plantes (voir fig. 1).

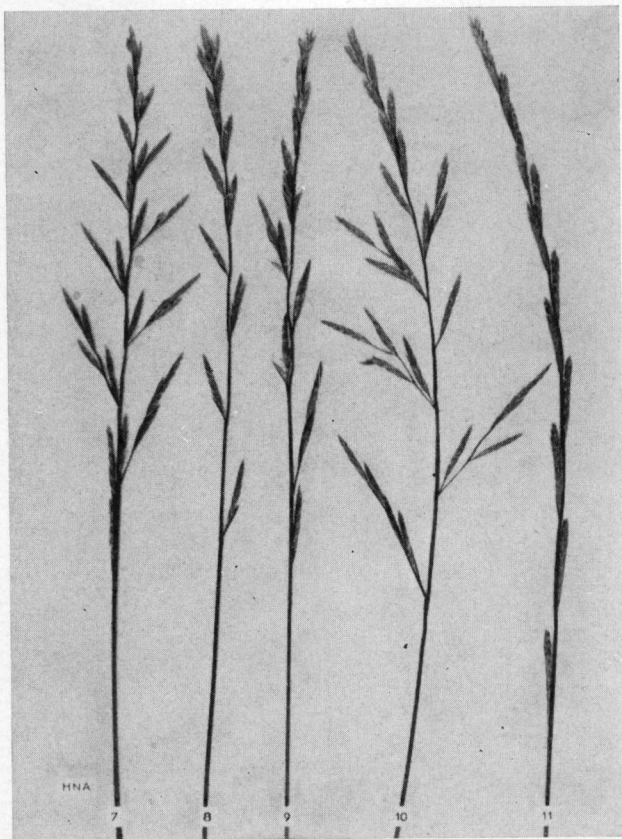


FIG. 1. — Échantillonnage prélevé au hasard d'inflorescences d'une population d'hybrides naturels. De gauche à droite : HNA 7, 8, 9, 10, 11. La deuxième est diploïde, les autres sont triploïdes

Les témoins de comparaison triploïdes spécialement étudiés dans le cours de ce travail appartiennent à des familles dont les constituants diploïdes ont déjà fait l'objet de publications (ESSAD, 1962, 1964). Il s'agit tout d'abord d'un *Lolium perenne* 3n (L 29)-5-2 et de deux *Festuca pratensis* (M 115)-18-2 et -3. Ces trois plantes sont issues de mères spontanément autotétraploïdes. L'autre catégorie de témoins se compose de plantes 3n issues spontanément du rétrocroisement de $F_1 2n$ (*Lolium perenne* $\times$ *Festuca pratensis*) par *Lolium perenne* 2n (voir fig. 2 et 3) ou par *Festuca pratensis* 2n. Les plantes issues du rétrocroisement par *Lolium* ($R_1 L$) comprennent les familles 215 L et 216 L issues des hybrides F_1 LF15 et LF16 respectivement. Une seule plante 3n issue du rétrocroisement $F_1 \times$ *Festuca pratensis* (symbole $R_1 F$) a pu être analysée, c'est la plante 216F5.

Certains résultats ont été comparés à des données déjà publiées : la source en est chaque fois précisée.

2° Les techniques employées ont déjà été décrites en détail par ailleurs (ESSAD, 1962).

(1) Ce 2° échantillon nous a été aimablement envoyé en juin 1962 par le Dr F. WIT de Wageningen.

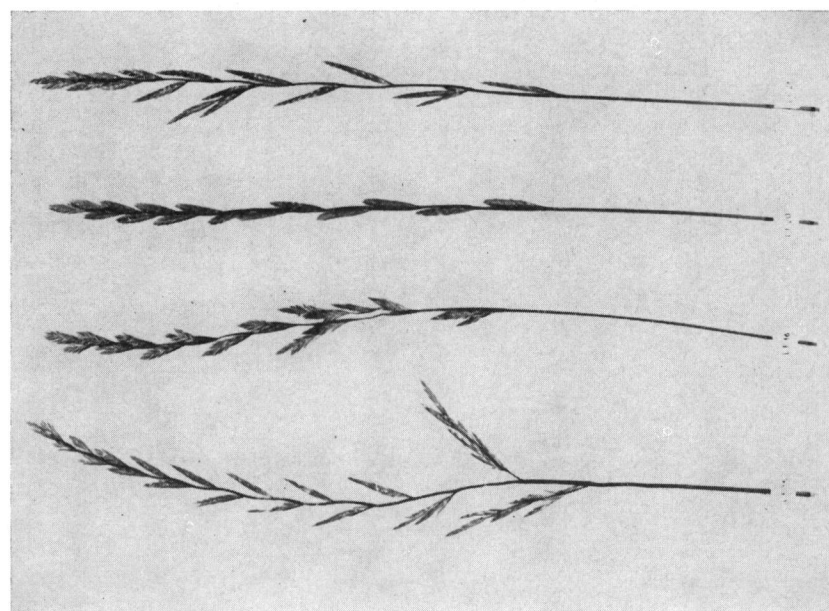


FIG. 2. — Inflorescences recueillies sur quatre hybrides F_1 $2n$ expérimentaux
Lolium perenne $\times$ Festuca pratensis
De gauche à droite : LF 15, 16, 20, 21.

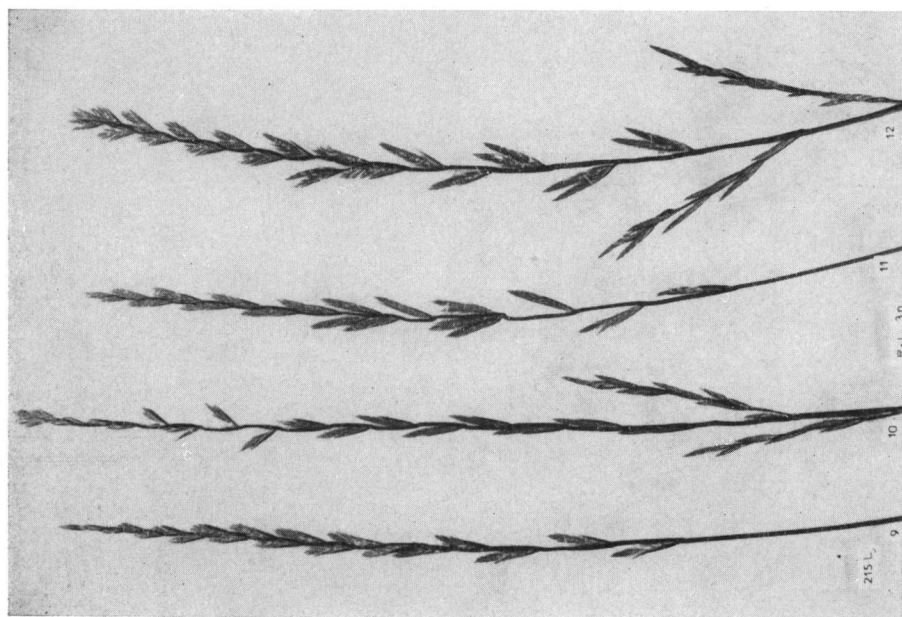


FIG. 3. — Inflorescences recueillies sur quatre R_1L $3n$ issues du
rétrocroisement de l'hybride F_1 $2n$ expérimental LF 15 par Lolium perenne
 $2n$ L (37) - (3) - 29.
De gauche à droite : 215 L 9, 10, 11, 12.

III. — DÉNOMBREMENTS CHROMOSOMIQUES ET CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES

Les deux échantillons d'hybrides naturels supposés sont constitués l'un et l'autre, d'un mélange de plantes diploïdes et triploïdes. L'échantillon HN (Normandie) comprend 4 plantes $3n$ et 2 plantes $2n$, l'échantillon HNA (Rhin) comprend 8 plantes $3n$ et 3 plantes $2n$.

Les 9 R₁L₁ sont à 21 chromosomes mais parmi leurs plantes-sœurs 3n les individus à 20 et 22 chromosomes ne sont pas rares.

Les caractères morphologiques utilisés dans cette étude ont été discutés dans une publication antérieure (ESSAD, 1962). Parmi l'ensemble de ceux qui ont été étudiés, ils donnent la meilleure discrimination objective possible des espèces parentes et des hybrides.

A — *Caractères de type qualitatif*
(tabl. 1, à comparer avec tabl. 2-1964)

Dans le tableau 1, les plantes analysées ont été groupées par familles, à l'exception des deux individus diploïdes HNA 3 et 4 que leur fertilité séparait nettement des autres plantes du même échantillon (cf. tabl. 3).

De façon générale on constate d'abord la grande variabilité des deux familles R_1L pour chacun des caractères employés, à l'exception de la forme de la section du rachis qui est uniformément de type *Lolium*. La pédunculatation des épillets est aussi uniformément nulle chez $215L$, mais ce caractère se trouve en disjonction chez $216L$. Il faut aussi remarquer une autre constante de ce groupe essentiellement variable : l'absence totale du type *Festuca* pour le caractère Glume/Fleurs. La récapitulation générale des caractères relevés dans ce groupe donne : 51 caractères *Lolium*, 24 caractères intermédiaires et 10 caractères *Festuca*. En outre, 6 plantes possèdent des étamines déhiscentes, et 11 possèdent des étamines indéhiscentes. La morphologie de ce groupe R_1L est donc nettement de type *Lolium* avec cependant conservation d'une proportion non négligeable de caractères *Festuca*, de beaucoup supérieure à celle qui se trouve exprimée chez la $R_1L\ 2n$ (cf. ESSAD, 1962).

Les hybrides naturels diploïdes stériles sont identiques aux hybrides (*Lolium perenne* × *Festuca pratensis*) $2n$, à l'exception du rachis à section triangulaire de la plante HNA 8 que nous n'avons pas trouvé parmi les 8 hybrides F_1 $2n$ étudiés précédemment dont un, *FL* 3, présente cependant une section nettement intermédiaire (1964, tabl. 2).

Les hybrides naturels HN et HNA présentent une homogénéité remarquable. Tous sont à étamines indéhiscentes et leurs caractères descriptifs sont du type *Festuca*, à l'exception, mineure en fait, de l'absence de ramification chez 6 des 8 HNA. De plus, chez 3 de ces 6 plantes le caractère « Glume/Fleurs » est du type F_1 . Mais il est surtout important de considérer que la présence de ramifications ne suffit pas à donner aux inflorescences le caractère de la panicule des *Festuca pratensis*. A la gracilité de celles-ci s'oppose en fait une certaine raideur des inflorescences ramifiées des hybrides naturels qui les apparente davantage aux inflorescences ramifiées des R_1L ou des F_1 (fig. 1 et 2).

TABLEAU I

Caractères de type qualitatif des hybrides naturels 2n et 3n et des R₁ 3n

	Hybrides naturels			R ₁ F 3n	R ₁ L 3n		Dans les hybrides naturels
	2n stériles 3 plantes	Normandie (3n) HN 4 plantes	Rhin (3n) HNA 8 plantes	216 F 5 1 plante	215 L 12 plantes	216 L 5 plantes	2n fertiles 2 plantes
Section du rachis	1 (T), HNA 2 (R), HN	Triangulaire	T	T	Rectangulaire	R	R
Glume/Fleurs	1	< 1	3 (1), 5 (< 1)	< 1	5 (≥ 2), 7 (1)	1 (≥ 2), 4 (1)	1
Pédunculatation des épillets	+	+	+	+	—	3 (—), 2 (+)	—
Ramification des inflorescences ..	—	+	6 (—), 2 (+)	+	6 (—), 3 (±), 3 (+)	1 (—), 3 (±), 1 (+)	—
Glume inférieure	+	+	+	+	2 (—), 6 (±), 4 (+)	4 (—), 1 (±)	—
Déhiscence des étamines	—	—	—	—	2 (+), 1 (±), 9 (—)	3 (+), 2 (—)	+

La seule plante $R_1F\ 3n$ étudiée est, pour ces caractères d'ordre qualitatif, identique au type hybride naturel.

Par contre, les deux plantes $2n$ fertiles isolées de l'échantillon HNA sont des *Lolium perenne* typiques dont les glumes seraient anormalement courtes.

B — Caractères quantitatifs
(tabl. 2, graph. 1)

Les valeurs recueillies dans le tableau 2 ont été portées sur le graphique 1 qui présente les valeurs moyennes et les limites de variation des mesures au seuil de probabilité 0,05. La forte tendance *Lolium* des $R_1L\ 3n$ et *Festuca* des hybrides naturels $3n$ s'y confirme nettement. La profonde ressemblance des hybrides naturels $2n$ stériles avec les hybrides $F_1\ 2n$ contrôlés s'accuse encore. Les deux plantes $2n$ fertiles tirées de l'échantillon HNA peuvent, de par leurs caractères quantitatifs être assimilés à des *Lolium* ou à des $R_1L\ 2n$. Leur comportement, pour chacun des trois caractères que nous employons, est en fait exactement superposable à celui des φR_1L (graph. 1-1964).

TABLEAU 2

Caractères quantitatifs des hybrides naturels $2n$ et $3n$ et des $R_1\ 3n$

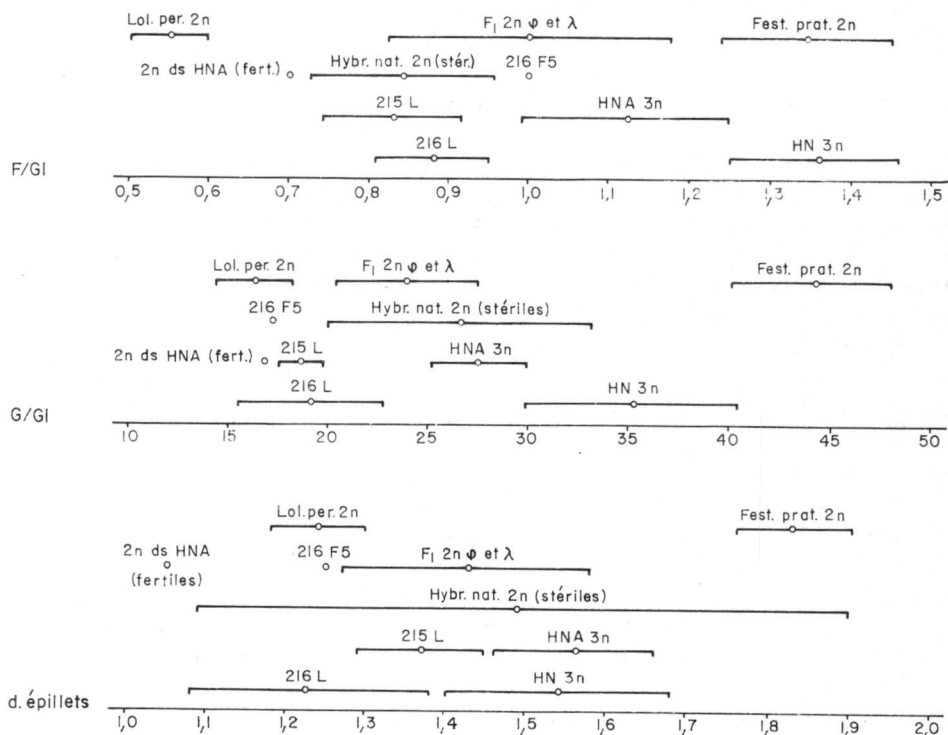
	n	F/GI		G/GI		d épillets	
		$\bar{x}$	s_x	$\bar{x}$	s_x	$\bar{x}$	s_x
HN (Normandie) $3n$	4	1,359	0,067	35,16	3,31	1,54	0,08
HNA (Rhin) $3n$	8	1,121	0,154	27,51	2,72	1,56	0,12
Hybr. nat. $2n$ stériles	2	0,842	0,048	26,58	2,67	1,49	0,16
$R_1F\ 3n$ (216 F 5)	1	1,008	—	17,18	—	1,25	—
$R_1L\ 3n$ (215 L)	12	0,831	0,138	18,60	1,86	1,37	0,12
(216 L)	5	0,880	0,060	19,13	2,94	1,23	0,12
Hybr. nat. $2n$ fertiles	2	0,699	—	16,82	—	1,05	—
<i>Festuca pratensis</i> ⁽¹⁾	14	1,344	0,187	44,31	6,66	1,83	0,12
$F_1\ 2n\ \varphi$ et λ ⁽²⁾	8	0,998	0,212	24,00	4,28	1,43	0,18
<i>Lolium perenne</i> ⁽¹⁾	18	0,547	0,095	16,37	3,77	1,24	0,12

⁽¹⁾ Valeurs tirées du tableau 23, 1962. Noter que dans ce tableau 23, la probabilité d'accord des valeurs de F/GI qui différencient *Lolium perenne* des R_1L est comprise entre 0,05 et 0,10 et non pas entre 0,02 et 0,05 comme ceci a été indiqué par erreur.

⁽²⁾ Valeurs originales obtenues en 1963, que l'on pourra comparer aux valeurs du tableau 3-1964, obtenues sur le même matériel, en 1961 pour φ et entre 1954 et 1958 pour λ .

Par contre, les caractères quantitatifs de 216 F 5 restreignent sensiblement la portée de la tendance *Festuca* constatée lors de l'analyse des caractères de type qualitatif. La plante 216 F 5 se situe en effet au niveau des $R_1L\ 3n$ et du *Lolium* pour les caractères « G/GI » et « densité d'épillets » mais une légère tendance *Festuca* se dessine pour le caractère « F/GI ». Cependant compte tenu de la variabilité que

présentent ces caractères quantitatifs, les valeurs recueillies pour HNA $2n$ fertiles (2 plantes) et $216 F 5$ (1 plante) ne doivent être acceptées qu'avec réserve et n'être considérées que comme des indications de tendances du groupe qu'elles représentent.



GRAPH. 1. — Distribution des caractères quantitatifs

Pour chaque catégorie de plantes ou chaque famille sont indiqués la moyenne et les écarts probables des mesures avec une probabilité de 0,95. $2n$ dans HNA (fertiles) et $216 F 5$ correspondant à 2 et 1 plante, respectivement, ne sont représentées que par un point. F = largeur de feuilles ; G = longueur de gaines ; GI = longueur de glumes.

IV. — MÉIOSES ET FERTILITÉS

A — Diploïdes

Le tableau 3 rassemble les données recueillies pour les hybrides naturels de constitution diploïde par l'étude des méïoses et des fertilités polliniques et femelles. Les 5 plantes étudiées se répartissent nettement en deux groupes sur la base des fertilités. Le premier groupe est caractérisé par une fertilité mâle et femelle quasi-totale et par des fréquences d'appariement sensiblement réduites par rapport à la normale, c'est-à-dire aux valeurs observables dans les espèces parentes. Ces plantes sont donc assimilables à des F_1 (valeurs de p) particulièrement stériles (voir FL 3, 1964, tabl. 1) ou à des R_1F (fertilités) à méïose faiblement asynaptique. Les ponts atypiques décrits en 1962 chez les hybrides F_1 n'ont pas été retrouvés davantage sur ces hybrides naturels que chez les φF_1 (1964).

Les plantes HNA 3 et HNA 4 sont, par contre, normales en ce qui concerne leur fertilité femelle et leur méiose, mais leur fertilité pollinique réduite peut les rapprocher des R_1L .

TABLEAU 3

Méioses et fertilités des hybrides naturels 2n
(comparer avec tableau 1, 1964)

Familles	Méiose			Fertilité pollinique (%)	Caryopses p. 100 épillets en fécondation libre	Germination (%)
	Nombre de cellules	p	l			
HN 1.....	50	0,986	0,823	0	0	—
HN 2.....	50	0,966	0,728	0	0,5	1,7 (1/58)
HNA 8.....	50	0,931	0,567	0	0,9	0 (0/2)
Moyennes.....	—	0,961	0,706	0	0,5	ε
HNA 3.....	50	0,986	0,791	52	normal (1)	
HNA 4.....	31	0,995	0,755	46	206	92
Moyennes.....	—	0,991	0,773	49	normal	normale

(1) En autofécondation cette plante a donné 6 caryopses pour 883 épillets.

B — Triploïdes

1° *Mise en évidence des phénomènes anormaux de la métaphase hétérotypique pour l'établissement du tableau récapitulatif.*

Dans le schéma classique de la méiose on admet que :

1° L'association des chromosomes ne se réalise qu'entre segments « structurellement » identiques.

2° Jamais plus de deux chromosomes ne sont associés en un même point mais que l'association d'un segment de chromosome avec le segment correspondant d'un chromosome homologue n'exclut pas l'association d'un autre segment du même chromosome avec un segment homologue appartenant à un autre chromosome.

A ces deux principes fondamentaux de l'interprétation des méioses on peut ajouter que la méiose dite « normale » est celle d'un organisme probablement théorique, où chaque unité fonctionnelle d'appariement (le chromomère selon DARLINGTON) serait unique dans la garniture haploïde : chaque chromosome serait entièrement différencié et tous les chromosomes entièrement différents les uns des autres.

Dans ce schéma théorique, chaque trisome (ensemble de trois chromosomes homologues) d'un autotriploïde peut s'assembler en un trivalent à la métaphase I et ce trivalent ne peut avoir la forme d'un anneau fermé. La compétition qui s'instaure entre les trois chromosomes homologues pendant l'appariement peut conduire au remplacement accidentel du trivalent par un bivalent et un univalent. L'intervention de ces seuls processus aboutit à une formule métaphasique de la forme $x III + y(II + I)$ (fig. 4). Dans cette formule $x + y = n$, c'est-à-dire le nombre haploïde de l'espèce.

A cette représentation de la méiose autotriploïde peut se juxtaposer un phénomène d'asyndèse totale entre les chromosomes de certains trisomes. Cette *asyndèse physiologique* qui peut être induite par certaines actions géniques ou du milieu externe et qui s'oppose à l'*asyndèse de compétition* se traduit par une fréquence d'univalents supérieure à la fréquence des bivalents, suivant une progression de raison 3. On aboutit alors à la formule couramment employée $x \text{ III} + y \text{ II} + z \text{ I}$.

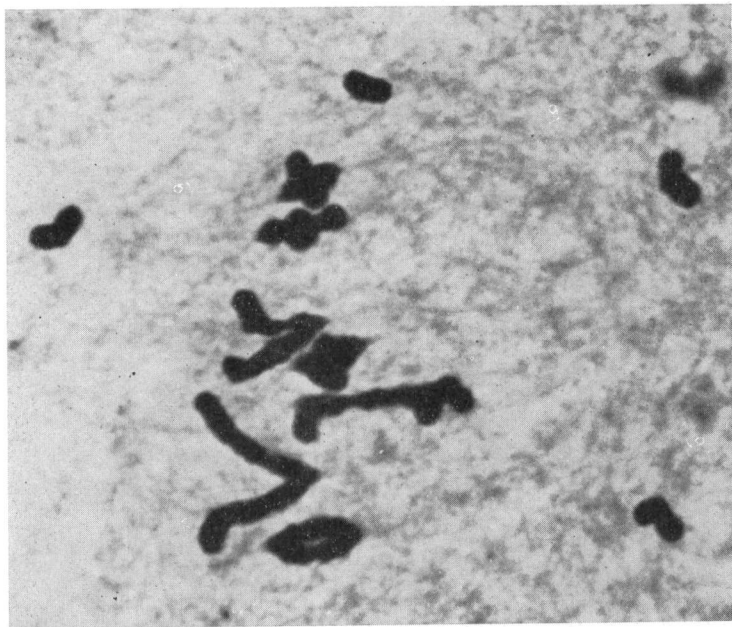


FIG. 4. — Métaphase I chez l'hybride naturel $3n \text{ HNA } 11$
 $3 \text{ III} + 4 (\text{II} + \text{I})$. (2 000 $\times$)

Nous lui avons préféré la formule $x \text{ III} + y (\text{II} + \text{I}) + z \text{ I}$ qui permet de juger immédiatement de l'importance respective des deux formes d'asyndèse.

Mais cette formule se révèle encore insuffisante pour exprimer l'ensemble des caractéristiques observées des méioses étudiées dans le cours de ce travail. Nous avons en effet observé l'existence de *quadrivalents* et de *bivalents composites* ⁽¹⁾ ainsi que de trivalents en anneau. Si les quadrivalents formés apparaissent de façon évidente (fig. 5) l'existence des bivalents composites ne peut qu'être déduite de la comparaison du nombre de II et d'I de chaque cellule. Il apparaît en effet de manière évidente qu'en l'absence de quadrivalents un nombre d'associations supérieur à 7 ou un nombre de bivalents supérieur au nombre des univalents ne peut résulter que d'une association composite (fig. 6).

Le tableau 4 récapitule les différentes relations possibles entre chromosomes appartenant à un même trisome ou à deux trisomes différents. Nous noterons simplement que ce schéma n'implique aucune hypothèse quant au déterminisme des associations composites réalisées. Il est cependant possible de préciser que, puisque

(1) Formés par l'association de chromosomes appartenant à des trisomes différents.

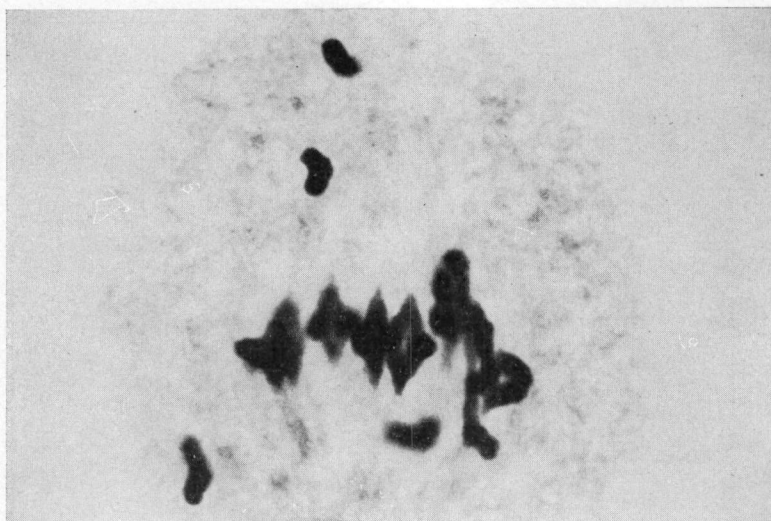


FIG. 5. — Métaphase avec un quadrivalent composite (à l'extrême droite)
chez l'hybride naturel 3n HN 6
1 IV + 1 III + 5 II + 4 I. (2 000 ×)



FIG. 6. — Métaphase I avec un bivalent composite chez l'hybride naturel 3n HN 4
8 II + 5 I. (2 000 ×)

les associations $a-b$ sont rares, le cas D_1 est beaucoup plus probable que le cas D_2 , quelle que soit l'importance prise par les phénomènes de compétition pour l'appariement.

TABLEAU 4

Schéma des différents cas d'associations possibles à la méiose chez un triploïde susceptible de former des associations de 2, 3 et 4 chromosomes.

(t = nombre de trisomes en cause)

Différents cas			Schéma d'association	Formule cellulaire générale
A	Association complète	1		I = II
	Asyndèse de compétition	2		
B	Asyndèse physiologique			I = II + 3 t
C	Bivalent composite			I = II - $\frac{3t}{2}$
D	Quadrivalent composite et bivalent normal (1) ou composite (2)	1		I = II - $\frac{t}{2}$
		2		
E	Quadrivalent composite et univalents d'origine physiologique (1) ou structurale (2)	1		I = II + $\frac{2t}{2}$
		2		

Pour éclaircir cette notion de compétition, on peut dire aussi que si D_1 est plus probable que D_2 c'est qu'il ne fait intervenir qu'une liaison rare qui se trouve elle-même d'autant plus facilement réalisable qu'elle associe un univalent (chromosome entièrement disponible) à un trivalent (association présentant nécessairement deux bras complémentaires disponibles).

Par contre, la fréquence relative des cas E_1 et E_2 dépend essentiellement de ces phénomènes de compétition, l'ampleur de la compétition ne peut entraver la réalisation de E_1 dont la probabilité de réalisation dépend apparemment surtout de la probabilité d'asyndèse de deux chromosomes homologues ; la réalisation de E_2 est surtout fonction de la compétition qui s'exerce entre les deux bivalents constitutifs du quadrivalent. Le type d'association E_2 , seul possible chez les diploïdes, n'a été observé chez les hybrides F_1 que très récemment, par un de nos collaborateurs, M. RUDELLE (non publié)

L'existence de *trivalents en anneau fermé* méritait aussi d'être mise en valeur dans le tableau récapitulatif. Y ont aussi été incluses les *probabilités d'appariement* (p), rapport du nombre des chromosomes associés au nombre total de chromosomes, ainsi que les *fréquences moyennes de liaisons par chromosome associé* (lca). L'intérêt de ces deux paramètres réside dans les possibilités d'analyse qu'ils offrent (cf. ESSAD, 1962) et dans les comparaisons qu'ils autorisent entre espèces à nombres chromosomiques différents, pour une meilleure compréhension des phénomènes de la méiose des hybrides.

2. Analyse des résultats (cf. tabl. 5).

a) Caractères généraux des associations métaphasiques.

Les résultats obtenus ont été classés par ordre de fréquence décroissante des valeurs de p . La rareté relative des accidents susceptibles de rompre la relation nécessaire qui unit les trois éléments normaux de la métaphase triploïde (III, II, I) fait que le classement suivant les fréquences de III ou de (II + I) par cellule eût été sensiblement le même. Une exception cependant se rencontre pour la plante 216 F 5 issue du rétrocroisement $F_1 2n \times Festuca pratensis$, chez qui la fréquence de III par cellule est sensiblement plus élevée et la fréquence de (II + I) sensiblement plus faible que le laisserait supposer la valeur de p . Nous y reviendrons plus loin.

Les différentes valeurs de p relevées s'échelonnent assez régulièrement entre les valeurs extrêmes 0,69 (216 F 5) et 0,97 ((L 29)-5-2). La réduction de l'ensemble des valeurs de p par rapport au cas extrême de (L 29)-5-2 tient à la juxtaposition de deux phénomènes, totalement indépendants d'après ces observations (graph. 2) : une asyndèse de compétition et une asyndèse physiologique, selon les définitions que nous en avons données *supra*. La position extrême en valeur de p de 216 F 5, à l'opposé de (L 29)-5-2, tient visiblement, à l'intensité de l'**asyndèse physiologique** qui est une caractéristique fondamentale du groupe de plantes auquel elle appartient : la R_1F (ESSAD, 1962, 1964). Cette asyndèse physiologique se retrouve dans les différentes familles de plantes étudiées ici, y compris les espèces parentes. On peut cependant noter que :

1° Chez les $R_1L 3n$ toutes les plantes présentent cette asyndèse, à un niveau parfois élevé (15-1) à l'exception de trois plantes : les deux $R_1L 3n$ issues de l'hybride $F_1 LF 16$ et une $R_1L 3n$ issue de $LF 15$ mais dont 3 CMP ont seules pu être analysées. Les valeurs de M I de cette dernière plante ne sont indiquées que pour mémoire et n'ont pas été incluses dans les calculs de moyennes et de variances pour cette raison

2° Chez les hybrides naturels $3n$, l'asyndèse physiologique apparaît trois fois sur huit pour l'échantillon issu des Pays-Bas, tandis que les quatre plantes issues de Normandie en sont indemnes.

L'**asyndèse de compétition** (II + I) influence beaucoup plus nettement l'ensemble des valeurs de p que l'asyndèse physiologique. De ce fait les fréquences de (II + I) et les fréquences de III sont étroitement liées, comme nous l'avons déjà noté plus haut, et ces deux paramètres différencient statistiquement les différentes familles au seuil de probabilité 0,01. On retrouve d'ailleurs la même différenciation significative par le paramètre p à l'exception cependant des familles HN et HNA entre lesquelles la probabilité d'homologie est comprise entre 0,01 et 0,02. Si l'on considère le nombre de **liaisons par chromosome associé** (lca) il apparaît alors une

Récapitulation générale des méios

Matériel étudié	Nbre MI analysées	p	lca	I physiol.	II + I (I compét.)	III	
						Total	en anneau
<i>Espèces parentes 3n</i>							
<i>L. per.</i> (L 29) -5-2	50	0,97	0,96	0	0,64	6,36	0,04
<i>F. part.</i> (M 115) -18-2	30	0,88	0,88	0	2,47	4,53	0,03
(M 115) -18-3	35	0,86	0,84	0,17	2,77	4,17	0
Moyennes.....	—	0,90	0,90	0,06	1,96	5,02	0,06
<i>R₁L 3n</i>							
215 L 7 (<i>p. m.</i>).....	3	0,90	0,83	0	2,00	5,00	0
215 L 10	15	0,86	0,82	0,20	2,73	4,20	0
(15 × 42) - 1	43	0,85	0,79	0,49	2,67	4,12	0
215 L 6	15	0,85	0,86	0,20	2,93	4,00	0
216 L 3	34	0,85	0,85	0	3,12	3,88	0
215 L 9	49	0,84	0,84	0,18	3,22	3,67	0
216 L 5	16	0,84	0,84	0	3,44	3,56	0
215 L 3	50	0,82	0,84	0,18	3,56	3,30	0
15 - 1	50	0,75	0,73	1,26	3,82	2,60	0
Moyennes.....	—	0,83	0,82	0,31	3,19	3,67	0
<i>Hybrides naturels 3n</i>							
(Rhin) HNA 5	50	0,81	0,88	0	4,10	2,90	0
HNA 1	41	0,79	0,84	0	4,49	2,41	0
HNA 9	50	0,78	0,83	0	4,62	2,34	0
HNA 10	50	0,77	0,86	0	4,78	2,22	0
HNA 2	48	0,77	0,87	0,13	4,75	2,17	0
HNA 7	50	0,76	0,89	0,06	4,98	1,92	0
HNA 11	50	0,76	0,87	0	5,10	1,86	0
HNA 6	50	0,75	0,80	0,24	5,10	1,82	0
(Normandie) HN 6	40	0,77	0,90	0	4,93	1,98	0
HN 4	40	0,76	0,90	0	5,00	1,95	0
HN 5	40	0,75	0,94	0	5,35	1,60	0
HN 3	33	0,72	0,91	0	5,88	1,12	0
Moyennes { (Rhin).....	—	0,77	0,85	0,05	4,74	2,21	0
(Normandie)	—	0,75	0,91	0	5,29	1,66	0
générales...	—	0,76	0,87	0,04	4,92	2,02	0
<i>R₁F 3n</i>							
216 F 5	14	0,69	0,71	4,07	2,43	3,21	0

p = probabilité d'association des chromosomes = chromosomes associés/total des chromosomes ;

lca = nombre de liaisons par chromosome associé ;

I, II, III, IV = uni -, bi -, tri-, quadrivalents. Leurs valeurs sont ici exprimées en moyennes par cellule.

Associations composites : à chaque II composite, à chaque IV composite, correspondent respectivement deux et un

Fertilités polliniques : ϵ correspond à des fertilités polliniques inférieures à 1 p. 100.

EAU 5

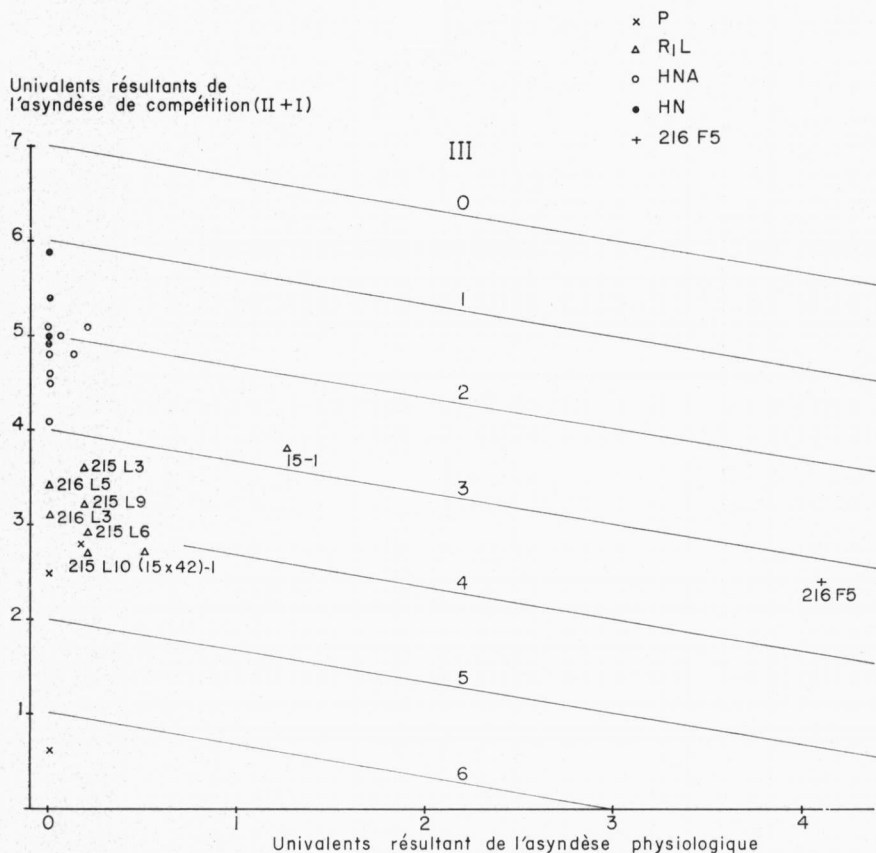
et fertilités du matériel étudié

Assoc. composites		Nbre. AI analysées	Trainards p. cellule	Fertilité pollinique p. 100	Gr. p. 100 épillets	Germination p. 100
II	IV					
0	0	50	0,80	88	235	84
0	0	55	0,51	82	124	86
0	0	36	0,61	81	114	87
0	0	—	0,64	83,7	157,7	85,7
0	0	18	3,00	ε	2,2	50 (4/8)
0	0	35	2,49	39	7,3	63 (34/54)
0,02	0	16	2,88	ε	0	—
0	0	15	5,13	0	1,6	1/1
0	0	36	3,63	35	36,0	22 (20/93)
0,02	0	32	4,75	ε	3,5	29 (5/17)
0	0	0	—	ε	12,0	—
0,02	0,02	24	1,47	0	3,4	1/1
0,04	0,04	34	3,41	ε	6,0	—
0,013	0,008	—	3,35	8,5	8,0	37 (65/174)
0	0	0	—	0	2,0	1/6
0	0,05	34	4,06	0	1,1	1/2
0,02	0	45	3,00	ε	1,2	1/3
0	0	31	1,35	0	2,5	2/6
0,02	0	21	4,33	0	1,3	1/2
0,04	0	41	2,44	0	0,7	1/1
0,02	0	42	0,76	0	1,0	2/3
0	0	29	3,03	0	0	—
0,03	0,03	0	—	0	0,1	0/1
0,03	0	25	3,92	0	0,2	0/3
0,03	0	0	—	0	0,2	0/2
0	0	6	4,00	0	0,2	0/3
0,013	0,006	—	2,71	0 ε	1,23	39 (9/23)
0,023	0,008	—	3,96	0	0,18	0 (0/9)
0,016	0,007	—	2,99	0 ε	0,88	28 (9/32)
0	0	0	—	2	0	—

II qui n'entrent dans aucune des catégories du tableau. Définition p. 14.

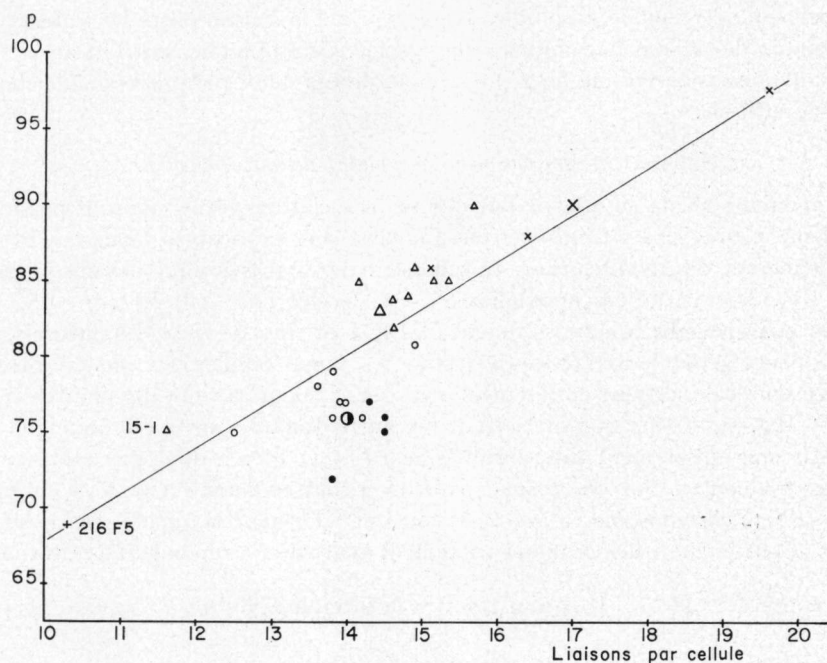
absence de différence significative (seuil 0,05) entre les espèces parentes et les hybrides naturels (P — HNA : $0,05 < \text{probabilité} < 0,10$; P — HN : probabilité supérieure à 0,50). Par contre, toutes les autres différences sont significatives y compris celle qui sépare les deux origines d'hybrides naturels.

Quant au nombre de **liaisons par cellule** (qu'il est possible de retrouver à partir de $\bar{p}$ et de lca) il ne sépare que les espèces parentes ($\bar{x} = 17,03$) du reste des familles étudiées ($\bar{x} R_1L = 14,52$; $\bar{x} HNA = 13,81$; $\bar{x} HN = 14,29$) avec une probabilité d'homogénéité inférieure à 0,01.

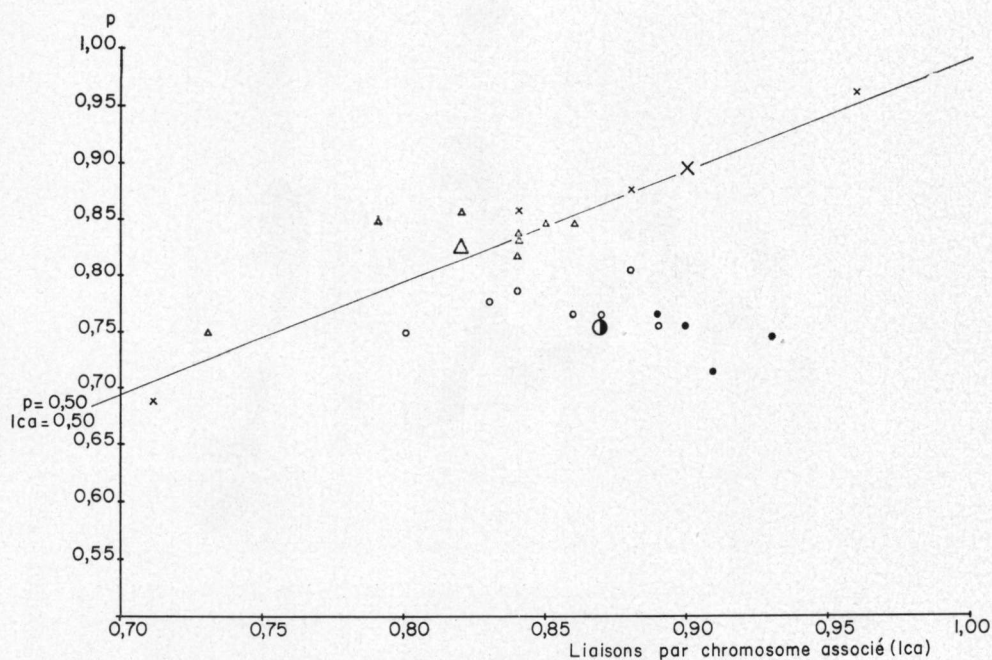


GRAPH. 2. — Répartition des différentes plantes triploïdes d'après leurs caractéristiques de méiose
Relations entre asyndèse physiologique et asyndèse de compétition

La comparaison des valeurs de $\bar{p}$ et de liaisons par cellule (graph. 3) montre une corrélation nette entre ces deux paramètres. Il est cependant remarquable que l'ensemble des valeurs de R_1L d'une part, des hybrides naturels d'autre part, nettement séparées, se situe : le premier au-dessus, le deuxième au-dessous de la ligne de régression générale établie en unissant les deux points extrêmes. Ceci peut se traduire en disant que, pour une même valeur de l'asyndèse cellulaire, le nombre de liaisons (considéré comme représentatif du nombre de chiasmata) est plus élevé chez les hybrides naturels que chez les R_1L . Ce qui se trouve concrétisé de façon



GRAPH. 3. — Relations entre la probabilité d'association p des chromosomes et le nombre de liaisons par cellule pour les plantes triploïdes étudiées



GRAPH. 4. — Relations entre la probabilité d'association p des chromosomes et la liaison par chromosome associé, lca , pour les plantes triploïdes étudiées

extrêmement nette sur le graphique 4 qui exprime la liaison entre les valeurs de p et le nombre de liaisons par chromosome associé. Ce rapprochement fait aussi apparaître une constance voisine de 1 du rapport de ces deux paramètres sauf chez les hybrides naturels.

b) *Les associations chromosomiques anormales de métaphase I.*

L'anomalie réside ici dans le fait que ces associations, rares, ne sont pas fondamentalement prévisibles. Nous verrons qu'elles sont explicables, mais ces explications requièrent des modifications au schéma structural théorique des chromosomes (cf. §. BI). Aucune de ces anomalies n'a été décelée chez 216 F 5.

Les **quadrivalents** apparaissent chez les R_1L et chez les hybrides naturels, avec une fréquence générale de l'ordre de 1 pour 100 à 200 cellules. Six ont été observés pour l'ensemble des cellules entièrement analysées : 1 pour chacune des plantes 215 L 3 et HN 6 (fig. 5), 2 pour 15-1 et HNA 1. Un autre quadrivalent a été distingué dans une CMP non entièrement interprétable de LF 15-1 et n'a donc pas été introduit dans les fréquences. Sur ces 7 quadrivalents, 4 sont en chaîne, 1 en Y, 2 en *frying-pan* ⁽¹⁾ 2-2 (2 chromosomes formant le corps et 2 formant la queue). Des 6 quadrivalents appartenant à des cellules entièrement analysées, 5 répondent à la formule D

(c'est-à-dire $I = II - \frac{t}{2}$), 1 seul (15-1) à la formule E (c'est-à-dire $I = II + \frac{2t}{2}$)

du tableau 4.

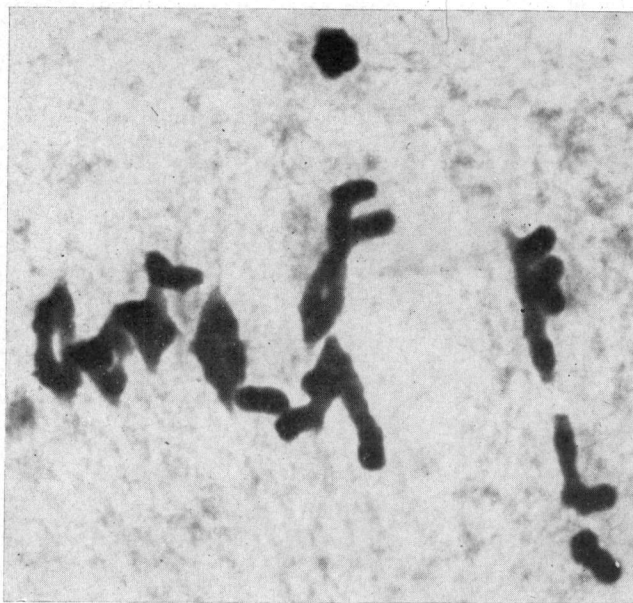


FIG. 7. — Métaphase I avec un univalent en anneau chez l'hybride naturel $3n$ HNA 5
3 III + 4 II + 4 I. (2 000 $\times$)

⁽¹⁾ L'expression anglo-saxonne « *frying-pan* » (littéralement poêle à frire) est maintenant consacré par l'usage.

Les **trivalents en anneau** n'apparaissent que chez les espèces parentes : 1 pour (M 115)-18-2 et 2 pour (L 29)-5-2, respectivement *Festuca pratensis* et *Lolium perenne*. Les **univalents en anneau** (fig. 7) n'ont pas été notés systématiquement, mais ils apparaissent dans les différentes catégories de plantes.

Les **bivalents composites** (fig. 6) n'ont, par contre, pas été observés chez les parents. Ils s'observent régulièrement dans les trois autres familles : R_1L , HN et HNA. Leur fréquence d'apparition est supérieure à celle des quadrivalents mais du même ordre de grandeur.

c) *Les disjonctions chromosomiques en anaphase I.*

De l'analyse des anaphases, le tableau 5 ne retient que les fréquences de chromosomes traînants, c'est-à-dire ceux dont les chromatides se répartissent à chacun des pôles après disposition en plaque équatoriale : comportement mitotique par excellence (fig. 8).

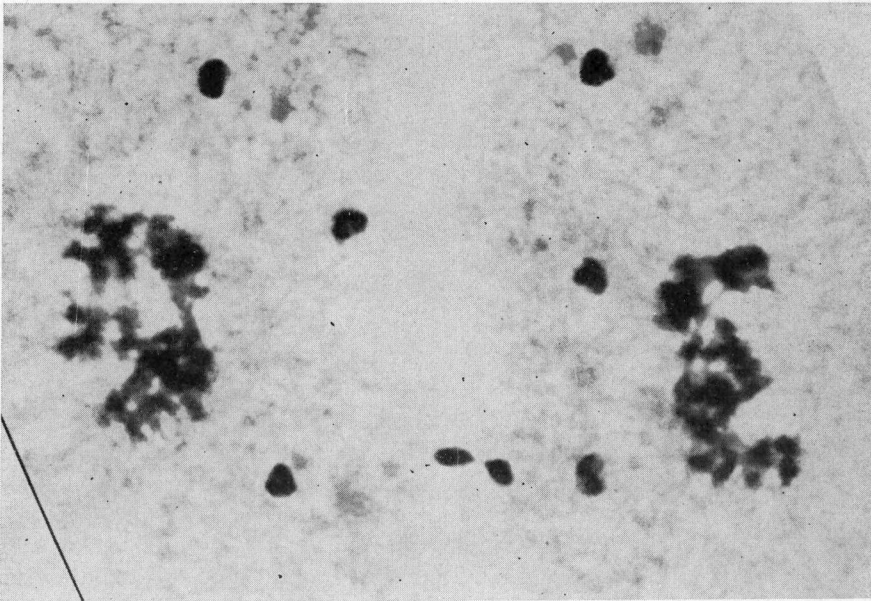
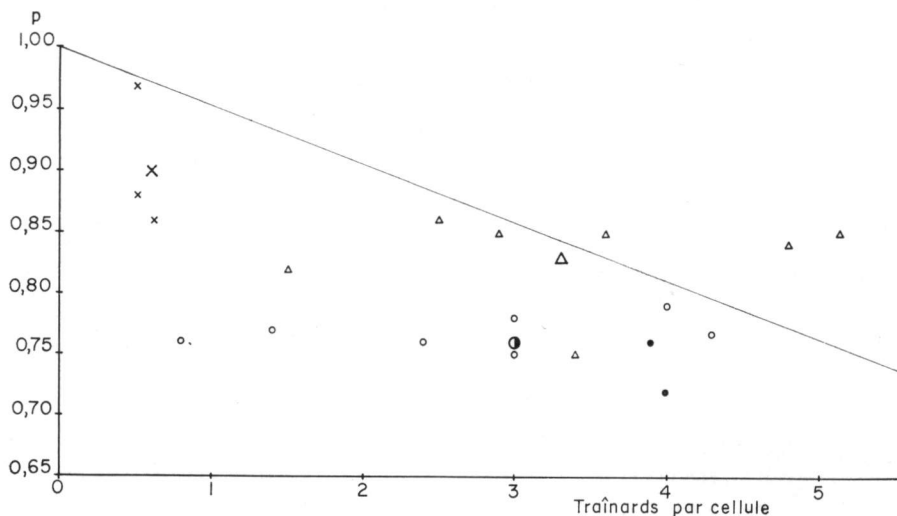


FIG. 8. — Cellule-mère de pollen en télophase et cytotdièrèse
avec quatre paires de chromosomes traînants
(2 000 ×)

On constate que la fréquence de ces chromosomes disposés en plaque équatoriale pendant l'anaphase I est très faible dans les espèces parentes (moyenne 0,64) et beaucoup plus forte chez les R_1L et les hybrides naturels (moyennes respectives 3,35 et 2,99). Cette différence est, de façon inattendue, sans relation avec les fréquences d'univalents relevées en métaphase I (graph. 5). On notera aussi que 3 plantes R_1L présentent une fréquence de chromosomes traînants supérieure à celle des univalents (215 L 6, 215 L 9 et 216 L 3). Les données présentes ne permettent pas de déterminer s'il s'agit ou non de simples fluctuations.

d) *Les fertilités.*

Sans que la corrélation entre fertilités mâles et femelles soit très étroite, l'observation des résultats acquis pour les différentes familles étudiées montre que leurs variations sont assez parallèles. Globalement, on peut dire que la fertilité des espèces parentes est élevée, celle des R_1L est faible et très variable. Quant aux hybrides naturels, leur stérilité est quasi totale et uniforme. La seule plante R_1F $3n$ analysée ne diffère de ceux-ci que par une fertilité pollinique non nulle.



GRAPH. 5. — Relations entre la probabilité d'association p des chromosomes et le nombre de chromosomes trainards relevé en A1 pour les plantes triploïdes étudiées

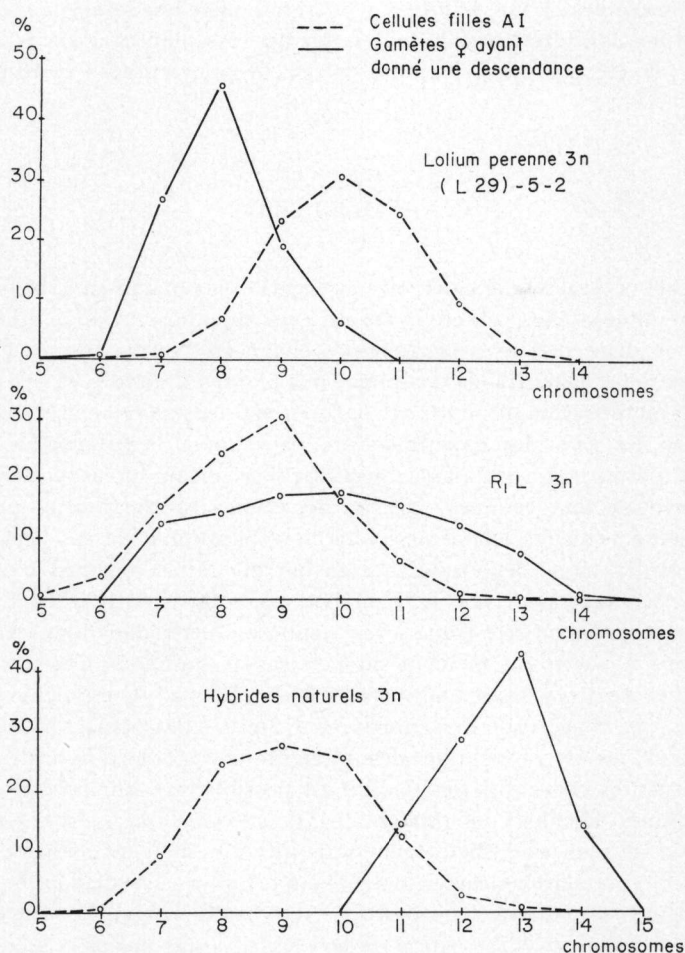
Hormis le cas des espèces parentes, les pourcentages de germination ne peuvent être considérés que par famille en raison du faible nombre de caryopses obtenus pour chaque plante individuellement. On trouve alors des fertilités femelles, exprimées en plantules pour 100 épillets, de 135 pour *Lolium* et *Festuca* $3n$, de 2,98 pour R_1L $3n$ et de 0,31 pour les hybrides naturels $3n$. Il faut toutefois remarquer que la fertilité femelle des hybrides naturels originaires de Normandie est nulle, compte-tenu de la germination, tandis que l'échantillon originaire des Pays-Bas est susceptible de produire quelques descendants.

e) *Nombres chromosomiques de la descendance en relation avec les disjonctions anaphasiques.*

La confrontation des pourcentages de plantes issues des différentes classes de gamètes femelles produites par les plantes $3n$ aux pourcentages des différentes classes relevées par l'analyse des disjonctions anaphasiques des CMP $3n$ met en évidence une différenciation caractéristique de chaque famille de plantes (graph. 6).

La distribution observée dans la descendance de (L 29)-5-2 correspond bien aux distributions homologues relevées chez d'autres espèces dans le cas du croisement ♀ $3n \times$ ♂ $2n$ (par exemple DARLINGTON, 1937 ; LEVAN, 1942 ; PRICE, 1955 ; RICK et NOTANI, 1961). Par contre, la courbe de distribution des catégories gamétiques

femelles retrouvée dans la descendance des hybrides naturels est exactement complémentaire de la première. La courbe donnée par la descendance des R_1L est intermédiaire en ce sens qu'elle couvre assez régulièrement toute la gamme des nombres chromosomiques compris entre n et $2n$ sans mode accentué.



GRAPH. 6. — Distribution par catégorie de plantes, des nombres chromosomiques relevés dans les disjonctions chromosomiques d'anaphase I (chromosomes trainards éliminés) et des nombres chromosomiques des gamètes femelles ayant abouti à la formation d'un descendant viable.

En d'autres termes, lorsque 4 chromosomes supplémentaires ou plus sont présents, les gamétophytes femelles (ou leurs produits après fécondation) sont inviables chez *Lolium perenne* 3n tandis qu'ils sont les seuls viables dans la descendance des hybrides naturels 3n. Cette distinction n'intervient pas chez les R_1L où toutes les catégories de gamètes apparaissent avec des fréquences relativement homogènes.

L'absence de correspondance entre les courbes tirées des disjonctions anaphasiques et les courbes superposées tirées des dénombrements chromosomiques se mani-

ferme non seulement par leur allure générale mais encore par des points particuliers. Par exemple, bien qu'aucune cellule-fille à 14 chromosomes n'ait été observée en AI, une plante $3n$ est apparue dans la descendance des R_1L (sur 63 plantes) et une dans la descendance des hybrides naturels (sur 7 plantes + une plante à $28 < 2n < 35$). Par ailleurs, la descendance de $(L\ 29)-5-2$ (173 plantes) comprenait trois plantes à 24, 25 et 27 chromosomes et une plante à 13 chromosomes qui sera analysée en détail dans une publication ultérieure. Il faut noter que ces plantes à $2n > 21$ chromosomes n'ont pas été comprises dans les calculs de pourcentages correspondant au graphique 6.

V. — DISCUSSION

Le matériel végétal étudié dans cette publication se répartit en hybrides naturels, ou plantes réputées telles, et en hybrides expérimentaux. Ces hybrides naturels proviennent de deux régions géographiques éloignées (Normandie, et Pays-Bas) et chacun de ces deux échantillons comprend des plantes diploïdes et des plantes triploïdes. La caractérisation des hybrides naturels est nécessairement établie par comparaison avec les hybrides expérimentaux et suppose l'existence de différences suffisamment nettes entre les classes possibles. Un certain nombre de ces classes sont expérimentalement connues, soit par des études antérieurement publiées, soit par les éléments recueillis ici même. Nous verrons qu'une de ces classes manque totalement, ou du moins les études qui en ont été faites jusqu'ici n'ont-elles pas la précision nécessaire pour une telle analyse : il s'agit des hybrides F_1 triploïdes. Ces hybrides pouvaient n'être pas *a priori* supposés entrer dans les catégories d'hybrides naturels à partir du moment où l'on savait qu'une proportion importante de descendants des rétrocroisements des hybrides F_1 sont spontanément triploïdes et que ces $R_1\ 3n$ conservent des caractères *Festuca* extrêmement nets.

Par ailleurs, les caractéristiques des différentes catégories d'hybrides sont extrêmement fluctuantes et les différences qu'il est possible d'établir ne peuvent s'exprimer qu'en termes de calcul des probabilités. C'est-à-dire que, sauf cas particuliers, l'identification de plantes d'origine génétique inconnue ne peut avoir de valeur que par l'étude de populations suffisamment importantes. Et malheureusement, les hybrides naturels sont rares, les collections d'hybrides naturels et expérimentaux, sont sujettes à accidents (destruction de nos $R_1F\ 3n$ sauf un) et la stérilité est certainement le caractère le plus général de tout cet ensemble. Il s'ensuit que, dans un certain nombre de cas, l'appréciation des probabilités d'appartenance de tel hybride naturel à telle ou telle catégorie génétique ne peut qu'être extrêmement subjective et nous nous sommes efforcé de mettre toujours nettement en lumière cet aspect de nos conclusions.

A — Les hybrides naturels diploïdes

Leur répartition en deux classes par les fertilités correspond à séparer les formes nettement hybrides des formes peu différentes de *Lolium perenne*. Entrent dans ce deuxième groupe les plantes HNA 3 et HNA 4 qui ne diffèrent du *Lolium* que par

deux caractères : la fertilité pollinique qui, bien que nettement supérieure à celle des autres formes, est faible (46 et 49 p. 100 de bon pollen) ; le nombre de fleurs atteintes ou dépassées par la glume supérieure qui égale 1. Bien qu'il soit accidentellement possible de rencontrer des individus *Lolium perenne* présentant l'un ou l'autre de ces deux caractères, leur conjonction sur la même plante, la rencontre de ces plantes au voisinage d'hybrides incontestables et la fréquence d'apparition de telles plantes dans les R_1L expérimentales permettent de supposer qu'il s'agit là de plantes de première génération de rétrocroisement d'hybrides F_1 par *Lolium perenne*.

Si l'on considère, dans ce groupe diploïde, les *Festuca loliacea* stériles, il apparaît que cette stérilité est extrême. Comparée à celle des hybrides F_1 expérimentaux, elle paraît excessive mais tout à fait comparable à celle des R_1F expérimentales. Par ailleurs le rachis triangulaire de HNA 8 n'est jamais apparu de façon nette dans les F_1 expérimentales alors qu'on le rencontre fréquemment dans les R_1F . HNA 8 pourrait donc appartenir à cette catégorie de plantes dont le rapproche aussi une asyndèse sensible. Par contre, les plantes HN 1 et HN 2 entrent dans la catégorie des F_1 expérimentales sans autre difficulté que celle signalée ci-dessus, d'une stérilité importante.

Il convient cependant de noter que le supplément d'asyndèse rencontré chez HNA 8 correspond à la tendance générale de toute la population HNA étudiée, comparativement à la population HN, comme nous le verrons plus loin chez les triploïdes.

Il n'est donc pas possible, par les seuls caractères étudiés, de trancher l'alternative qui se présente pour chacun des deux groupes d'hybrides naturels diploïdes.

B — Caractères morphologiques des triploïdes hybrides et non-hybrides

La simple observation du tableau 1, qui concerne les caractères qualitatifs, met en évidence d'une part la grande ressemblance des hybrides naturels HN et HNA et leur dissemblance avec les R_1L 3n : homogénéité et tendances *Festuca* d'une part, hétérogénéité et tendances *Lolium* d'autre part. Le caractère le plus net à cet égard est certainement la forme de section du rachis. Le caractère « Glume sur Fleurs » est aussi probant : la R_1L n'en a jamais la valeur *Festuca*.

Les caractères quantitatifs confirment de façon générale les observations faites sur le plan qualitatif : tendance *Lolium* des R_1L 3n, tendance *Festuca* des hybrides naturels. Mais une différence sensible se manifeste entre les deux populations naturelles (F/G1 et G/G1) alors que les deux fratries R_1L (215 et 216) sont parfaitement semblables bien qu'issues de géniteurs d'origines différentes. De plus et surtout, la position relative des hybrides naturels et de la plante R_1F 216 F 5 se trouve précisée de façon intéressante. Sur les seules données qualitatives aucune différence ne se manifeste entre ces deux catégories de plantes : 216 F 5 pourrait être tirée d'une des deux populations hybrides. Mais les valeurs relevées pour 216 F 5 des caractères G/G1 et densité des épillets sont plus faibles qu'aucune de celles des caractères correspondants relevés sur les hybrides naturels 3n. Il semble donc fort peu probable, même compte tenu des effectifs comparés, que les hybrides naturels triploïdes puissent être des R_1F . L'influence de l'espèce *Festuca* s'y fait davantage sentir encore que dans cette dernière catégorie de plantes.

C — *Les méïoses triploïdes*

La nécessité d'expliciter le tableau récapitulatif 5 nous a conduit à établir une discussion préalable d'ordre général en IV B 1. La discussion portera donc ici sur les résultats obtenus. Les caractères saillants en sont les variations du taux d'appariement métaphasique, d'une part, et les configurations métaphasiques non prévisibles qui ont été observées, d'autre part.

1° *Les taux d'appariement métaphasique.*

La distinction que nous avons établie *a priori* entre les phénomènes d'asyn-dèse « de compétition » et « physiologique » trouve un point d'appui dans les résultats acquis. Le graphique 2 montre en effet qu'il n'y a pas corrélation entre ces deux aspects complémentaires de l'analyse des associations métaphasiques. On observe que la plupart des hybrides naturels opposent une asyn-dèse physiologique nulle à une asyn-dèse de compétition importante, que les plantes 216 F 5 et 15-1 présentent au contraire une asyn-dèse physiologique importante et une asyn-dèse de compétition faible (mais non nulle). Ceci se traduit, pour des valeurs de p faibles et comparables dans les deux cas, par un excès de bivalents (et d'univalents) dans le premier cas et par un excès de trivalents (et d'univalents) dans le deuxième cas.

La confrontation des deux formes d'asyn-dèse décelables à l'observation cytologique permet une différenciation incontestable des R_1 et des hybrides naturels au niveau triploïde. De plus on constate une différenciation supplémentaire entre les deux populations de *Festuca loliacea* étudiées ici par la valeur de l'asyn-dèse de compétition alors que les seules valeurs de p sont inaptes à montrer cette différence : les hybrides naturels des Pays-Bas (HNA) présentent une asyn-dèse de compétition plus faible que celle de la population de Normandie mais une asyn-dèse physiologique sensible chez 3 plantes sur 8. L'échantillon de Normandie ne comportant que 4 plantes il n'est pas exclu, bien entendu, que l'on puisse rencontrer l'asyn-dèse physiologique dans d'autres hybrides de cette même région. Cependant on peut noter que les différences relevées à cet égard chez les hybrides diploïdes vont dans le même sens.

La forte asyn-dèse de compétition des hybrides naturels $3n$ tend à faire disparaître les trivalents au bénéfice des $II + I$. Cependant, s'il est possible de rencontrer des cellules-mères à 7 $II + 7 I$ (fig. 9), la moyenne des trivalents par cellule est toujours supérieure à 1 pour l'ensemble des plantes étudiées et peut atteindre 3, c'est-à-dire une proportion qui n'est que de peu inférieure à la normale si l'on se réfère aux formules des *Festuca pratensis* $3n$ (cf. tabl. 5). L'asyn-dèse relative, asyn-dèse de compétition, de ces dernières plantes n'est évidemment pas perturbée par des facteurs extra-spécifiques. Ces résultats sont en contradiction partielle avec ceux publiés par GAGNIEU et BRAUN (1961) qui signalent avoir « observé 7 II et 7 I de façon constante » dans la méïose d'un hybride naturel $3n$. Un tel phénomène extrême de formation exclusive de $II + I$ ne peut toutefois être exclu.

D'autre part, les seuls résultats permettant un contrôle précis des formules méïotiques du tableau 5 ont été apportés par MYERS (1944) et concernent une seule plante de *Lolium perenne*. La formule qu'il est possible d'établir à partir de ces données est la suivante : 6,07 $III + 0,93 (II + I)$ sur 103 cellules étudiées. Ceci est parfaitement en accord avec nos propres résultats pour *Lolium perenne* (L 29)-5-2

et correspond à des valeurs d'association remarquablement élevées. Mais ces données sont trop limitées pour qu'on puisse en tirer des conclusions quelconques, de même que des valeurs d'association que nous avons observées chez deux plantes $3n$ de *Festuca pratensis* issues d'une même mère $4n$.

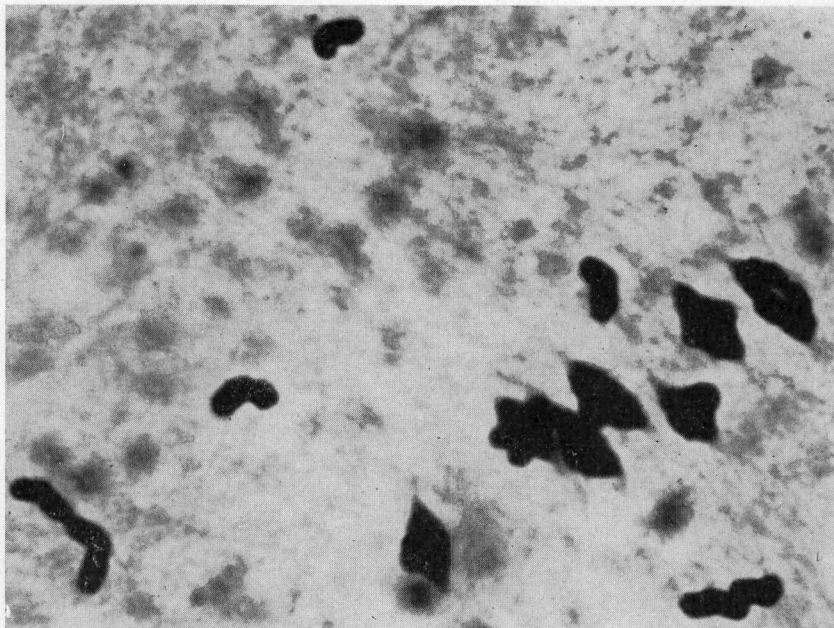


FIG. 9. — Métaphase I chez l'hybride naturel $3n$ HN 5 avec $7\text{ II} + 7\text{ I}$
(2 000 $\times$)

La position particulière des hybrides naturels en ce qui concerne le nombre de liaisons par chromosome associé (graph. 4 et texte p. 17-20) mérite aussi une attention toute spéciale. Les résultats obtenus montrent en effet qu'avec une probabilité d'appariement, p , de beaucoup inférieure à celle des parents, les intensités d'association, lca , des hybrides naturels leur sont absolument comparables. La recherche des causes de cet équilibre nous a conduit à établir le tableau 6 qui présente les pourcentages relatifs des différentes configurations métaphasiques observées dans les différents groupes de plantes étudiées ici. La différenciation maximum des groupes se réalise d'après ces critères par les fréquences de trivalents les plus complexes ainsi que par les proportions relatives de bivalents droits et en anneau.

Les trivalents à quatre liaisons (en anneau double) représentent avec le plus de sensibilité apparente les variations du rapport des configurations complexes aux configurations simples du type chaîne. Cependant les données recueillies ne permettent pas de séparer le facteur de variation « groupe » de facteurs élémentaires tels que l'asyndèse de compétition ou l'asyndèse physiologique pour juger de leur influence particulière sur la formation de ce type de trivalents. Par contre, il ressort nettement que la fréquence relative de bivalents droits et en anneau est en relation étroite avec l'asyndèse physiologique mais sans liaison avec l'asyndèse de compétition.

Ceci peut être tiré du tableau 6 par la comparaison des familles HN et HNA ou bien du groupe R_1L par opposition aux groupes des parents et des hybrides naturels. La comparaison R_1F-R_1L , bien que jouant dans le même sens, n'est pas une indication valable si l'on tient compte des phénomènes sélectifs mis en évidence au niveau diploïde (ESSAD, 1962) ; ces phénomènes sélectifs peuvent en effet avoir introduit entre ces deux catégories de descendants une asyndèse de compétition différentielle masquée chez 216 F 5 par l'asyndèse physiologique qui la caractérise. De plus, la corrélation générale établie par plante, indépendamment des origines génétiques, ou bien les corrélations partielles établies dans les groupes, donnent des indications concordantes. Ces liaisons ne sont qu'un corollaire de la notion de compétition entre chromosomes mais aucune autre corrélation n'a pu être mise en évidence entre les différents types d'asyndèse et les différentes configurations de métaphase I.

TABLEAU 6

Pourcentages relatifs des différentes configurations métaphasiques

Catégories de plantes	p	Trivalents						Bivalents	
		Chaînes droites	Chaînes en V	Y	<i>Frying pan</i> ⁽¹⁾	Anneaux doubles	Anneaux simples	droits	anneaux
Espèces parentes.	0,90	8,03	34,89	2,82	43,95	9,95	0,46	11,74	88,26
R_1L	0,83	14,16	45,08	4,27	34,36	2,14	0	26,83	73,18
HNA (Rhin)	0,77	13,65	62,80	2,61	20,54	0,39	0	13,71	86,30
HN (Normandie).	0,75	12,14	49,35	0,95	37,17	0,39	0	6,05	93,95
R_1F (216 F 5) . . .	0,69	13,33	66,67	2,22	17,78	0	0	64,71	35,29

⁽¹⁾ Voir page 22

On peut donc rattacher les valeurs de lca des groupes de plantes aux fréquences de bivalents en anneau et de trivalents complexes. Chez les espèces parentes, le pourcentage de trivalents complexes est à son maximum (cf. tabl. 6) et le pourcentage de bivalents en anneau atteint un niveau très élevé seulement dépassé par les HN, qui ne présentent pas d'asyndèse physiologique : 94 p. 100 de IIa et 38 p. 100 de III possédant au moins 3 liaisons. La réduction de lca des R_1L par rapport aux hybrides naturels, surtout proportionnellement aux valeurs de p , résulte essentiellement de la proportion importante des II d malgré une fréquence de trivalents supérieure (tabl. 5). Ceci s'explique aisément par le fait que les bivalents en anneau donnent 1 liaison par chromosome et que les trivalents en chaîne ou en Y n'en donnent que 0,66. Par rapport aux bivalents en anneau, un rétablissement de la fréquence de liaisons par chromosome associé ne peut être apporté que par les trivalents complexes à 4 liaisons (1,33 liaison par chromosome). Or dans le groupe R_1L , ces trivalents (III⁴) ne représentent que 2,14 p. 100 des III, soit finalement 1,2 p. 100 des chromosomes associés. Ces relations apparaissent nettement dans le tableau 7.

On peut donc conclure que par rapport aux espèces parentes, les obstacles à

l'appariement des R_1 sont le fait d'influences générales que nous avons appelées physiologiques et qui sont probablement d'origine génique. Ces influences sont maximales chez la R_1F 216 F 5. Si des différences structurales existent, constituant des obstacles localisés aux appariements chromosomiques, elles sont faibles chez les R_1L mais aussi non décelables, parce que masquées par l'asynédèse physiologique, chez la R_1F .

TABLEAU 7

Part prise par les différentes configurations dans les valeurs de liaisons par chromosome associé (lca)
Complément au graphique 4

	p	Liaisons par chromosome associé			Nombre chromosomes associés en II p. 100 chromosomes associés
		dans les III	dans les II	moyenne	
Espèces parentes.....	0,90	0,90	0,92	0,90	18,40
HN (Normandie).....	0,75	0,79	0,97	0,93	75,96
HNA (Rhin).....	0,77	0,74	0,93	0,85	59,20
R_1L	0,83	0,80	0,84	0,82	38,52
216 F 5.....	0,69	0,73	0,68	0,71	33,50

Chez les hybrides naturels ces obstacles à l'appariement ne s'expliquent au mieux que par des différences structurales existant sur un des trois chromosomes de plusieurs, ou de chaque, trisome. Des différences géniques responsables d'une asynédèse physiologique semblent se manifester entre les deux origines mais ne suffisent pas à modifier le caractère fondamental de ces deux populations d'hybrides naturels $3n$. Leur comportement méiotique, en effet, suggère fortement, par comparaison avec la méiose des autres catégories de plantes, la mise en présence dans leurs cellules de deux génomes homologues et d'un génome homéologue. L'analyse morphologique qui précède avait conclu à la non-identité génétique des hybrides naturels et des R_1 , avec une tendance accentuée des premiers vers le type *Festuca*. Or, compte tenu de la quasi-certitude qui existe de l'identité des espèces parentes, une hypothèse demeure plausible : ces hybrides $3n$ résultent de la fusion sexuelle d'un gamète *Festuca pratensis* diploïde et d'un gamète *Lolium perenne* haploïde. Cette hypothèse semblerait confirmée par les caractéristiques de méiose de ces plantes. Mais deux difficultés doivent être prises en compte dans cette hypothèse : l'origine des gamètes *Festuca* diploïdes et la méiose parfaitement autotétraploïde des amphidiploïdes expérimentaux *Lolium perenne* $\times$ *Festuca pratensis* (ESSAD, 1956, 1962). Cette discussion sera reprise plus loin. Il ne sera malheureusement pas possible de s'y appuyer sur les résultats d'une étude de méiose d'hybrides F_1 $3n$ expérimentaux. En effet, si CARNAHAN et HILL (1955) ont apporté quelques résultats à cet égard, leurs données ne reposent que sur une estimation *approximative* des fréquences d'univalents observés en métaphase I. Les 3,66 univalents relevés en moyenne par cellule-mère de pollen (sur 468 observées) peuvent fort bien, comme le signalent eux-mêmes les auteurs, correspondre à une sous-estimation de la fréquence réelle. Rien ne permet en outre de savoir quelle y est l'importance relative des deux formes

d'asyndèse susceptibles de s'y rencontrer. Nous pouvons seulement considérer que ces résultats ne sont pas incompatibles avec ceux que nous avons obtenus sur les hybrides naturels, c'est-à-dire avec l'hypothèse qui ferait des hybrides naturels $3n$ des produits directs du croisement entre les deux espèces parentes, *Festuca pratensis* apportant pour sa part 2 génomes.

2° Les configurations chromosomiques non attendues.

Il est incontestable que l'ensemble des connaissances acquises sur les parents et hybrides, tant au niveau $2n$ qu'au niveau $4n$, ne permet absolument pas de prévoir l'apparition de certaines associations qui ont été signalées dans le chapitre consacré aux résultats obtenus. Les cas observés sont au nombre de 4 : trivalents et univalents en anneau, bivalents et quadrivalents composites. Ces quatre cas se ramènent à deux phénomènes : appariements entre segments situés sur des bras différents du même chromosome ou de chromosomes homologues et appariements entre segments situés sur des chromosomes considérés jusque-là comme non homologues. Ce type, d'associations est connu depuis longtemps : voir notamment DARLINGTON, (1937, p. 278). Les bivalents composites ont été signalés chez une plante R_1L $3n$ de *Lolium perenne* $\times$ *Festuca pratensis* par PETO et par THOMAS comme nous l'avons signalé dans la revue bibliographique. Les trivalents et univalents en anneau ainsi que les quadrivalents composites n'ont pas été signalés dans ce matériel.

Les appariements qui leur donnent naissance se réalisent entre segments homologues puisque les crossing-over ont lieu. En effet, ces associations sont observées en métaphase d'une part, et d'autre part deux chromosomes en anneau ont été décelés dans la descendance du *Lolium perenne* $3n$ L 29-5-2 (2 sur 173 plantes). On peut donc se demander quelles sont l'origine et la portée réelle de ces transferts de segments homologues.

a) *Les trivalents et univalents en anneau* ont été observés : les premiers exclusivement chez les parents, les autres dans toutes les catégories de plantes. Ils sont cependant extrêmement rares (cf. tabl. 5). Ils correspondent donc à de très petits segments qui répètent le segment homologue présent sur l'autre bras. Si des translocations intra-chromosomiques peuvent expliquer la formation des trivalents en anneau, l'existence d'univalents en anneau suppose une duplication. Celle-ci peut résulter soit d'une translocation d'un segment d'un bras de chromosome à l'autre bras d'un chromosome homologue, soit d'une translocation entre bras d'un même chromosome suivie d'un crossing-over sur le segment intercalaire. Ces remaniements peuvent être accidentels, comme le sont incontestablement les inversions que l'on rencontre fréquemment à l'état hétérozygote dans ces espèces allogames (ESSAD, 1962, IVC). Cependant la présence d'univalents en anneau dans d'autres plantes que celles où les trivalents en anneau ont été notés (tabl. 5 et fig. 1) donnerait à ces accidents structuraux une fréquence d'apparition peu conciliable avec la stabilité structurale des chromosomes. Cette stabilité est en effet très grande puisque l'isolement spécifique dans le genre *Lolium* ne semble pas avoir entraîné de modifications morphologiques ou structurales importantes (ESSAD, 1954) et que la séparation de *Lolium perenne* et *Festuca pratensis* n'a eu que des répercussions réduites sur la morphologie et, apparemment, la structure chromosomique. Il paraît beaucoup plus vraisemblable d'admettre que ces duplications se sont établies dans le génome de

chacune des deux espèces étudiées, la, ou les duplications de l'une étant sans rapport avec celle, ou celles, de l'autre puisque les trivalents en anneau n'ont pas été observés dans les hybrides. De telles duplications chromosomiques ne sont en effet pas rares. Il semble même que l'on puisse les rencontrer chaque fois que l'étude cytogénétique d'une espèce est réalisée dans des conditions convenables : haploïdes, triploïdes, trisomiques, ainsi que chromosomes polytènes des Diptères (cf. DARLINGTON, 1937, p. 278). L'absence de trivalents en anneau chez les hybrides n'est probablement pas fortuite. D'une part ces duplications intra-chromosomiques entrent vraisemblablement dans les processus de différenciation spécifique, leur localisation différant très probablement chez *Lolium* et chez *Festuca*. D'autre part les asyndèses physiologiques constatées chez ces hybrides constituent un obstacle important à la réalisation de ces associations rares.

b) *Les associations composites* n'ont été observées, au contraire des trivalents en anneau, que chez les hybrides (tabl. 5). De telles associations ne sont explicables que par l'existence de segments homologues sur des chromosomes non homologues de l'autre espèce, c'est-à-dire chromosomes qui ne s'apparient pas dans leurs conditions normales de fonctionnement. Soit les paires de chromosomes a et b de *Lolium* et leurs homologues α et β de *Festuca*. Un segment x de a se retrouve sur β , et le segment allélomorphe correspondant y (s'il existe) de a se retrouve en b ou sur une autre paire de chromosomes de *Lolium*. Il en résulte que lorsque les chromosomes a et β ne sont pas appariés l'un et l'autre, ou susceptibles de l'être, à leurs homologues respectifs pendant la période convenable, ils ont alors la possibilité de s'apparier par ces courts segments homologues et de former un chiasma qui les maintiendra associés jusqu'en métaphase.

Les conditions de réalisation de ces associations composites ne soulèvent pas de problème en ce qui concerne les bivalents. Par contre, les quadrivalents peuvent se réaliser de deux façons différentes et leurs modalités de mise en évidence sont également doubles (cf. tabl. 4). Si la combinaison D_1 est beaucoup plus probable que la combinaison D_2 comme nous l'avons vu, mais d'une façon invérifiable, la probabilité des cas E_1 et E_2 entre eux et avec D est contrôlable expérimentalement. Compte-tenu de la représentation visuelle classique des phénomènes d'appariement ainsi que de l'absence de réalisation de tels quadrivalents chez les $F_1\ 2n$, on peut prévoir que le cas E ne peut se présenter que sous sa forme E_1 chez des plantes présentant une asyndèse physiologique sensible. De plus, du fait même de cette condition préalable, la fréquence de telles réalisations sera beaucoup plus réduite que celle des quadrivalents de type D . En fait, sur un total de 6 quadrivalents observés, un seul correspond à la formule E et se rencontre chez une plante particulièrement asynaptique, la plante $R_1L\ 15-1$. Joint à l'absence de configurations à 5 et 6 chromosomes tout ceci apporte une singulière confirmation à l'image qui fait d'un chromosome apparié par une longueur quelconque un partenaire moins probable pour un autre chromosome homologue qu'un chromosome indépendant : mobilité des partenaires possibles dans le nucléoplasme ; rapidité de progression de l'appariement le long de deux chromosomes homologues dès la réalisation du contact initial relativement à la vitesse de rapprochement avant que le contact n'ait eu lieu ; limitation de la durée d'appariement. Ce sont des points importants dont il semble qu'on doive tenir compte quel que soit le moment de la division cellulaire où l'on

accepte de situer la réalisation des appariements. Ceci explique aussi l'extrême sensibilité des triploïdes aux phénomènes de compétition dans les trisomes sans transformer en paradoxe que ces mêmes triploïdes constituent un terrain de choix pour la réalisation d'associations peu probables.

Il faut aussi noter que tous les quadrivalents observés sont en chaîne ou en *frying-pan* 2-2, jamais en anneau fermé, et que la fréquence des bivalents composites est supérieure à celle des quadrivalents.

L'existence de configurations composites dans 4 plantes R_1L sur 9 (sur 5 si l'on ne tient compte que des analyses ayant porté sur plus de 40 cellules) se trouve confirmée par le fait que ces configurations ont été signalées par PETO puis THOMAS sur la seule plante R_1L à 21 chromosomes qu'ils aient étudié. Leur fréquence extrêmement faible (de 2 à 8 p. 100 CMP) dans les plantes où elles apparaissent peut expliquer pourquoi aucune de ces anomalies n'a été observée par ces deux auteurs sur les 3 hybrides naturels qu'ils ont étudiés. En totalisant leurs résultats on trouve en effet pour chacune de ces plantes : 23, 31 et 10 cellules. En effet, l'on doit admettre que les hybrides naturels $3n$ sont soit des F_1 soit des R_1 : on n'échappe donc pas à la conclusion selon laquelle l'existence d'un tel comportement chez ces plantes découle nécessairement de son observation dans les plantes R_1L contrôlées.

Les homologues partielles que nous sommes conduit à admettre *entre chromosomes non homologues* sont nécessairement préexistantes à tout échange réalisé chez les hybrides F_1 . C'est précisément là que nous ne sommes pas d'accord avec JENKIN (1955 p. 241) lorsqu'il écrit : « *this suggest that in the F_1 hybrid (...) chromosomes had also become « mixed » by interchange of sections* » et que, par opposition, puisque dans les hybrides naturels ces appariements « illégitimes » ne se produisent pas, tous leurs chromosomes sont « purs » et par conséquent ces plantes sont des hybrides F_1 . Il semble au contraire que, d'après les seuls résultats dont disposait JENKIN, l'on puisse aboutir à la conclusion que les trois hybrides naturels étudiés sont des F_1 malgré l'absence de ces associations composites.

En réalité les formules métaphasiques des hybrides naturels de JENKIN, selon les analyses de PETO et de THOMAS, sont parfaitement en accord avec les résultats des analyses de méiose faites sur nos échantillons originaux. D'après le tableau 6 de JENKIN (1955) on obtient la moyenne par cellule de 5,46 I + 5,15 II + 1,75 III et 66 p. 100 des chromosomes associés réunis en bivalents pour une moyenne générale de notre tableau 5 qui est de 4,96 I + 4,97 II + 2,02 III + 0,007 IV outre les 68 p. 100 de chromosomes associés en bivalents du tableau 7. Et nous relevons l'existence de configurations composites chez 8 plantes *Festuca loliacea* $3n$ sur 12 avec des analyses de méioses portant sur un minimum de 40 cellules par plante.

3° Disjonctions anaphasiques et fertilité des triploïdes. Nombres chromosomiques de la descendance.

L'absence de liaison constatée entre la fréquence des univalents et le nombre de trainards pour chaque plante peut être dû à une fluctuation importante de ces valeurs, mais les données recueillies ne permettent pas de donner une réponse. Il faut cependant noter les valeurs anaphasiques faibles et homogènes relevées pour les parents en opposition avec les valeurs élevées des R_1L pour des valeurs de p peu différentes ou égales. Les hybrides naturels présentent à cet égard un comportement analogue à celui des R_1L pour des valeurs de p nettement plus faibles. Y a-t-il là

altération d'un processus régulateur de montée autonome des univalents à l'un ou l'autre pôle? La question peut seulement être posée.

Les fertilités mâles et femelles relevées séparent nettement les différents groupes de plantes. Nous avons déjà souligné qu'individuellement il n'existe pas de relation fondamentale entre les fertilités ♂ et ♀. Mais cette relation existe nettement si l'on considère les différents groupes. On retrouve aussi chez les R_1L la variabilité qui les caractérise sur le plan morphologique. Par ailleurs aucune exception ne réduit l'extrême stérilité des hybrides naturels. La seule différence à cet égard entre les deux origines est l'absence totale de germination des quelques caryopses récoltés sur l'échantillon de Normandie. Pour résoudre, comme nous l'avons déjà fait au niveau diploïde (1962), la complexité des phénomènes mis en jeu dans la « fertilité femelle », nous pouvons établir pour chaque groupe de plantes une « fertilité plantules » exprimée en nombre de plantules produites par 100 fleurs (chaque épillet est supposé renfermer 4 fleurs fertilisables). On obtient alors des valeurs de 34 pour les parents, 0,75 pour les R_1L , 0,12 pour HNA (Rhin) et 0 pour HN (Normandie).

Mais le caractère le plus remarquable de ces différents groupes de plantes est probablement la courbe de distribution des nombres chromosomiques de leurs descendance (cf. graph. 6). L'absence de relation entre ces courbes et celles obtenues par les disjonctions anaphasiques n'est pas un fait particulièrement notable en soi. On sait en effet que le parallélisme des deux distributions ne pourrait être obtenu :

1° qu'avec l'identité de déroulement des méïoses ♂ et ♀, ce que nous ignorons ;

2° que si les différentes catégories de gamétophytes produits étaient également viables, ce qui est parfaitement incompatible avec la notion même de stabilité morphologique et numérique des chromosomes. Même chez *Hyacinthus* où cette notion de balance chromosomique atteint une laxité extrême, on sait par les travaux de DARLINGTON et coll. (p. ex. 1951, tabl. 2 B, p. 242) que certaines combinaisons polysomiques n'apparaissent pas ; d'autre part il est évident que les variétés aneuploïdes qui tendent à supplanter la gamme des polyploïdes progressivement apparus ne s'installent que très lentement et par un effort de sélection humaine extrêmement important. La courbe correspondant à la descendance des *Lolium perenne* $3n$ est en cela parfaitement caractéristique. Elle correspond parfaitement à la distribution décrite par MYERS (1944) qui observe cependant 4 plantes sur 119 (soit 3,4 p. 100) dont le stock diploïde est de 18 chromosomes, catégorie que nous n'avons pas obtenue. Par contre, les courbes établies pour les descendants de R_1L et d'hybrides naturels sont uniques à notre connaissance.

La distribution des classes numériques des gamétophytes de *Lolium perenne* survivant à la fécondation et au développement embryonnaire s'explique classiquement par un changement de balance génique régulièrement létal pour un nombre de chromosomes supplémentaires supérieur ou égal à 4 et inférieur à 7. Comment expliquer la distribution complémentaire observée dans la descendance des hybrides naturels?

Il apparaît tout d'abord que cette distribution ne repose que sur l'examen de 7 plantes (la huitième ayant manifestement subi une duplication post-méiotique) à cause de la stérilité extrême des hybrides naturels $3n$. Les limites et l'allure de la courbe donc sont sujettes à caution. Il n'en est pas moins certain que cette distribution est totalement différente de celle qui a été observée chez *Lolium* puisqu'elles ne se

recoupent absolument pas et que la descendance *Lolium* correspond à un échantillonnage important. Par ailleurs, une hypothèse explicative solide de ce phénomène ne peut être donnée qu'à partir d'une connaissance certaine des origines génétiques de ces hybrides naturels. Il est cependant possible d'avancer une explication provisoire jusqu'à ce que l'expérimentation ait apporté une confirmation de ce que nous avons conclu de l'étude présente quant à l'identité génétique des *Festuca loliacea* étudiés. Nous avons en effet admis que les hybrides naturels sont des F_1 de constitution chromosomique FFL (soit 2 stocks *Festuca pratensis* et 1 stock *Lolium perenne*) et que les appariements méiotiques s'y établissent préférentiellement entre chromosomes homologues *F*. Dans ces conditions et en schématisant au maximum, les gamétophytes produits sont en majorité de constitution chromosomique fondamentale $7f + xl$, où *f* représente un chromosome *Festuca* et *l* un chromosome *Lolium*, *x* pouvant être compris entre 0 et 7. L'absence de descendants à $2n$ compris entre 14 et 17 conduit à rechercher une cause de létalité qu'on ne peut trouver que dans une interaction défavorable entre les tissus maternels hybrides et les gamétophytes de type *Festuca*. Nous avons déjà été conduit à le supposer au cours de notre étude des hybrides diploïdes pour expliquer la déviation génétique systématique des plantes R_1 vers le type *Lolium* quel que soit le sens du croisement initial et le parent récurrent utilisé (ESSAD, 1962, 1964). La viabilité de descendants à 4 chromosomes supplémentaires et davantage, est explicable en supposant que 4 chromosomes *Lolium* particuliers possèdent les facteurs complémentaires susceptibles de faire disparaître l'interaction létale entre gamétophytes *Festuca* et tissus maternels hybrides. Ces quatre éléments chromosomiques auraient une probabilité d'être réunis d'autant plus grande que le nombre de chromosomes supplémentaires augmente à partir de quatre, pour devenir une certitude avec sept chromosomes supplémentaires. Alors la fréquence d'apparition des descendants à $2n = 21$, dans le cas de la pollinisation par du pollen haploïde, n'est plus limitée que par la fréquence de formation des gamétophytes femelles à 14 chromosomes.

Il ne semble pas que la distribution fournie par les R_1L soit justiciable d'une explication reposant sur les mêmes bases que celle que nous avons avancée pour les hybrides naturels. La constitution chromosomique des ces plantes, compte-tenu de ce que l'on en sait déjà, peut être symbolisée par la composition $L_1^F L_2^F$. Dans cette représentation L^F correspond à un ensemble de 7 chromosomes dont la structure est de type *Lolium* prédominant, avec inclusion d'un certain nombre de facteurs *Festuca*. Ces facteurs *Festuca* ne sont pas les mêmes dans les stocks L_1 et L_2 . Le stock L purement *Lolium*, a été apporté par le parent récurrent. Cette constitution, qui se déduit aisément des faits que nous avons rapportés à ce sujet en 1962 et de l'analyse morphologique ci-incluse, explique la valeur prise dans ce matériel par l'asyndèse de compétition. Ceci confirme que l'excès d'asyndèse constaté par rapport aux parents $3n$ soit dû à la différenciation des chromosomes *Lolium perenne* et *Festuca pratensis*. Ceci explique aussi la variabilité de cette catégorie de plantes ainsi que la présence en son sein de plantes dont l'asyndèse physiologique rejoint celle des R_1F , $2n$ et $3n$. Selon cette représentation, il est évident que l'asyndèse de compétition, quelle que soit son intensité, ne confère pas aux gamètes qui en résultent une plus grande homogénéité génétique, contrairement à ce que l'on peut supposer chez les hybrides naturels. Il est donc probable que la réduction de viabilité des gamètes ♀ possédant au plus 10 chromosomes, par rapport à la viabilité des mêmes gamètes

parentaux, est due à l'apparition, dans ces gamètes, de combinaisons hybrides létales. Les facteurs *Festuca* qui ont franchi la génération F_1 à la faveur d'un état gamétophytique diploïde se trouvent à nouveau arrêtés dans les gamétophytes haploïdes des R_1 . Certaines combinaisons équilibrées apparaissent cependant dans ces mêmes catégories de gamétophytes à n et $n + 1$ ou 2 chromosomes. A ce niveau les chromosomes supplémentaires peuvent ne pas intervenir de façon sensible. Par contre, à partir de $n + 3$ chromosomes, lorsque le déséquilibre d'origine polysomique commence à se manifester nettement chez *Lolium*, la viabilité des gamétophytes et des plantes qui en sont issues ne semble pas altérée chez les R_1L . On ne peut cependant pas supposer que le déséquilibre d'ordre quantitatif provoqué chez *Lolium* par une polysomie importante ait disparu. Mais on sait que ces gamétophytes produits par la R_1L combinent deux causes de déséquilibre. A la polysomie, d'ordre purement quantitatif, s'ajoute, comme nous l'avons vu plus haut, un état hybride complexe et très variable d'une plante $R_1L 3n$ à l'autre et qui peut être aussi bien d'ordre quantitatif que qualitatif. Il est important de noter que les descendance obtenues de différentes plantes $R_1L 3n$ présentent des distributions semblables, en ce sens qu'elles couvrent toutes la partie médiane de la zone de variation ; c'est ainsi que les échantillons utilisables individuellement par leur importance numérique ont pour limites 8-14, 7-14, 7-12 et 8-13 deux fois. Ceci signifie que le même phénomène apparaît dans la descendance de chaque plante $R_1L 3n$ et que l'on n'a pas en réalité juxtaposition dans la courbe globale (graph. 6) de deux modalités de distribution correspondant aux deux cas que nous avons vus précédemment. Il apparaît donc comme fort probable que cette distribution originale résulte de l'association des deux causes de déséquilibre mises en évidence ci-dessus : polysomie et état hybride. Certaines de leurs combinaisons dans le même gamétophyte se compensent pour donner globalement un organisme (gamétophyte puis zygote et embryon) viable, alors que, pris séparément, chacun de ces facteurs de trouble eût causé la mort du dit organisme.

Quoiqu'il en soit de ces hypothèses qui soulèvent de nouveaux problèmes concernant les relations génétiques actuelles de ces deux espèces, *Lolium perenne* et *Festuca pratensis*, elles ne sont posées que comme de nouveaux jalons pour notre connaissance et pour une nouvelle expérimentation qui semble devoir être particulièrement fructueuse. Mais un fait demeure, particulièrement démonstratif quant à l'objet premier de ce travail qui était la comparaison des $R_1 3n$ et des hybrides naturels $3n$. Les distributions des classes numériques de descendants, relativement aux nombres de chromosomes somatiques, démontrent de façon incontestable la non-identité des *Festuca loliacea* $3n$ qui ont fait l'objet de cette étude et des $R_1L 3n$ expérimentaux.

VI. — CONCLUSIONS

Les deux échantillons de *Festuca loliacea* étudiés ici sont subdivisibles en trois groupes indépendamment de leur origine. Les deux premiers groupes sont composés de plantes à $2n$ chromosomes et sont, le premier stérile, le deuxième fertile. Le premier groupe est assimilable à des $F_1 2n$ (*Lolium perenne* $\times$ *Festuca pratensis*) ou peut être à des R_1F du même croisement. Le deuxième groupe, dont le caractère hybride est loin d'être évident, peut être considéré comme composé de R_1L .

Le troisième groupe est aussi le plus intéressant. C'est lui qui est à l'origine de cette étude qui en constitue la part essentielle. Les plantes qui le composent sont triploïdes et leurs caractères morphologiques les classent toutes dans le type festucoïde (WIT, *l. c.*). Ce sont d'incontestables hybrides d'espèces et l'identité des espèces parentes paraît solidement établie, bien que non réellement démontrée, sous la réserve déjà faite par JENKIN de l'existence d'une fétuque tétraploïde non identifiée.

Les hybrides naturels triploïdes ont été comparés à des plantes $3n$ des espèces parentes et à des R_1 triploïdes comme il s'en produit spontanément une proportion importante par rétrocroisement de l'hybride $F_1\ 2n$ par *Lolium perenne* ou *Festuca pratensis*.

Les $R_1\ 3n$ sont d'une hétérogénéité extrême pour tous les caractères étudiés, de même que pour leur garniture chromosomique qui varie de 20 à 22. Cette hétérogénéité suppose des recombinaisons de caractères des deux espèces parentes donc un remaniement de la structure génétique des chromosomes de l'hybride F_1 . La première division de la méiose a donc régulièrement lieu dans les macrosporocytes de la F_1 , et les deux stocks de chromosomes associés dans les gamétophytes $2n$ produits sont différents l'un de l'autre sans que les deux éléments de chaque paire soient nécessairement remaniés l'un et l'autre. Comme le ou les crossing-over qui lui ont donné naissance, chaque chromosome recombiné est probablement unique : d'où la singularité de chaque plante R_1 dans sa propre catégorie. La variation des nombres chromosomiques suppose aussi la réalisation, préalable à la formation du gamétophyte $2n$, d'une première division de méiose où les univalents ne soient pas rares, ce que l'on constate effectivement chez les $F_1\ 2n$. Il résulte de ce qui précède que les $R_1\ 3n$ sont pas assimilables à des $F_1\ 3n$, contrairement à ce qui a été avancé par WIT (1964) selon une interprétation hâtive des résultats que nous avons publiés en 1962.

Les hybrides naturels $3n$ sont au contraire d'une homogénéité remarquable pour l'ensemble des caractères étudiés, surtout si l'on considère l'éloignement géographique des lieux de ramassage des deux échantillons comparés. Même les nombres chromosomiques sont toujours de 21 chromosomes comme on le relève dans tous les rapports bibliographiques et comme l'avaient notamment souligné WHITTINGTON et HILL (*l. c.*). En d'autres termes, la composition génétique de ces hybrides interspécifiques est aussi constante que peut l'être celle d'une même espèce. Par conséquent ces plantes sont nécessairement issues de la rencontre *directe* des deux espèces parentes par un processus toujours identique. Ce sont des hybrides F_1 qui ont donc reçu $2n$ chromosomes de *Festuca*, puisque cette tendance est nettement accusée, et n chromosomes de *Lolium*. Trois ordres de faits confirment cette interprétation :

1° La compétition entre chromosomes observée en méiose et l'intensité d'association constatée parallèlement.

2° La ressemblance morphologique de tels hybrides naturels et d'hybrides F_1 expérimentaux *FFL* comme l'a montré WIT en 1963 et 1965.

3° La plus grande fécondité des croisements *Lolium perenne* $2n \times$ *Festuca pratensis* $4n$ tel que cela semble ressortir du travail de WIT (1959) d'où une explication simple et évidente à la supériorité numérique des *Festuca loliacea* $3n$.

Cette interprétation soulève alors deux problèmes : celui de l'origine des gamétophytes *Festuca* diploïdes et celui du désaccord constaté entre les méioses *FFL* où

se manifeste l'existence d'appariements préférentiels et les méïoses *FFLL* où la différenciation structurale *L-F* n'apparaît pas (ESSAD, 1956, 1962).

De ces deux problèmes le plus important est certainement le dernier, sur qui repose finalement l'hypothèse d'une espèce *Festuca* $4x$ inconnue. Mais cette hypothèse semble bien fragile par quelque bout qu'on la prenne. Cette espèce hypothétique ne pouvait passer inaperçue jusqu'ici qu'à la faveur d'une ressemblance extrême avec *Festuca pratensis* HUDS. et, simultanément, d'une extrême rareté. Si l'on y joint l'aptitude à se croiser aisément avec *Lolium perenne* L., c'est-à-dire à se détruire, il semble infiniment plus probable d'admettre qu'il n'y a pas là d'espèce inconnue du genre *Festuca*, mais seulement *Festuca pratensis* HUDS. sous la forme, éventuellement, d'un individu ou d'une population possédant des caractéristiques particulières d'aptitude au croisement, à moins que cette aptitude soit propre à la population de *Lolium perenne* en cause, comme les trois individus étudiés par REUSCH (1959).

La stabilité numérique chromosomique des *Festuca loliacea* $3n$ peut avoir deux raisons. La première serait une régularité totale de production de gamétophytes $2n$ chez *Festuca pratensis* $2n$ et dans ce cas la plus grande probabilité reviendrait à la formation de gamétophytes numériquement non réduits. La deuxième raison pourrait être une inviabilité totale des formes F_1 $3n$ numériquement déséquilibrées c'est-à-dire à 20 ou 22 chromosomes et dans ce cas l'existence de *Festuca pratensis* $4n$ comme celle qui s'est spontanément réalisée dans notre collection pourrait être à l'origine d'une abondance particulière de grains de pollen $2n$.

Si nos déductions sont exactes, c'est-à-dire si les hybrides naturels $3n$ festucoïdes sont effectivement *FFL*, il faut admettre qu'une telle combinaison triploïde exprime avec beaucoup plus de sensibilité que l'amphidiploïde *FFLL* la différenciation structurale des génomes *L* et *F*. Cette remarque, qui serait alors d'une portée très générale, souligne nettement que la différenciation structurale des génomes *L* et *F* est extrêmement limitée.

D'autres remarques peuvent être faites au sujet des résultats de ce travail en ce qui concerne les caractéristiques des espèces *Lolium perenne* et *Festuca pratensis* et leurs relations évolutives. Tout d'abord l'existence de duplications intra-chromosomiques suffisamment importantes pour donner lieu à des auto-appariements semble devoir être rapportée à une structure fondamentale plus qu'à des remaniements accidentels. D'autre part, de l'apparition d'associations composites en métaphase I on peut conclure à l'existence de segments homologues sur des chromosomes non homologues d'une espèce par rapport à l'autre. Ces segments transloqués pourraient avoir constitué la base de la différenciation génétique des deux espèces et correspondre aux segments différentiels postulés dans un travail précédent (ESSAD, 1962). Enfin, certains résultats laissent supposer l'existence de phénomènes de compensation entre déséquilibres polysomiques et déséquilibres hybrides.

Les deux échantillons de *Festuca loliacea* $3n$ étudiés ici sont du type festucoïde et leur homogénéité génétique ne peut être mise en doute. L'identification des trois génomes qui composent leur stock chromosomique est appuyée sur des éléments suffisamment nombreux et cohérents pour que l'on admette sans difficulté que la réponse au problème posé au départ soit définitive. La vérification ultime, actuellement en cours de réalisation ne présente qu'un intérêt purement formel. Cependant les études de WIR (1959, 1963, 1965) mettent en évidence l'existence d'un autre type de *F. loliacea* $3n$, beaucoup plus proche de *Lolium*. Ce type loloïde semble bien être,

selon les comparaisons établies par cet auteur, l'homologue des R_1L $3n$ obtenues expérimentalement. Ceci n'est pas surprenant car la plus grande difficulté rencontrée par les deux espèces pour s'hybrider se situe au niveau de l'hybridation initiale. La fréquence d'observation des différentes catégories de ces hybrides et de leur descendance ne peut qu'être proportionnelle à leur probabilité de réalisation et l'ensemble des éléments expérimentaux nous est maintenant connu. Le problème essentiel demeure, qui est celui de la structure génétique et chromosomique précise qui régit la barrière d'isolement de ces deux espèces, *Lolium perenne* L. et *Festuca pratensis* HUDS.

Reçu pour publication en novembre 1965.

SUMMARY

COMPARATIVE CYTOGENETIC AND MORPHOLOGICAL RESEARCH ON THE ORIGIN OF THE NATURAL HYBRIDS « FESTUCA LOLIACEA » $2N$ AND $3N$

The festucoid *Festuca loliacea* $3n$ are, in all probability, F_1 hybrids of genomic FFL constitution. Their meiotic pairing displays the existence of a genomic structural differentiation in apparent disagreement with the results of studies on experimental amphiploids.

Morphological and cytogenetical observations have also made it possible to precise the chromosomal constitution of the $3n$ R_1 generation issued from the $2n$ F_1 hybrids *Lolium perenne* L. $\times$ *Festuca pratensis* HUDS. Their genomic constitution is of the $L_1^F L_2^F L$ type.

The formation of ring trivalents and univalents and of composite bivalents and quadrivalents brings new elements to our knowledge of the chromosome structure and differentiation of the parent species.

The existence of compensating phenomena between polysomic and hybrid unbalance can be deduced from the distribution curves of the chromosome numbers in the progeny of natural FFL and experimental R_1L triploid hybrids.

ZUSAMMENFASSUNG

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE ABSTAMMUNG DER SPONTANEEN BASTARDEN « FESTUCA LOLIACEA » $2N$ UND $3N$ DURCH VERGLEICHENDE MORPHOLOGIE UND CYTOGENETIK

Sehr wahrscheinlich sind die *Festuca loliacea* $3n$ des festucoiden Typus, F_1 Bastarden mit genomischer Zusammensetzung FFL. Durch ihre meiotische Chromosomenpaarung wird das Vorhandensein einer genomischen strukturalen Differenzierung hervorgehoben, was mit den Ergebnissen der Analyse der experimentellen Amphiploiden scheinbar im Gegensatz steht.

Ausserdem erlaubte die morphologische und cytogenetische Beobachtungen, die Chromosomenzusammensetzung der aus den F_1 Bastarden $2n$ (*Lolium perenne* L. $\times$ *Festuca pratensis* HUDS.) abstammenden Generation R_1 $3n$ zu präzisieren. Ihre genomische Zusammensetzung gehört dem Typus $L_1^F L_2^F L$ an.

Die Bildung von Trivalenten und Univalenten in Ringform und von Kompositenbivalenten und -quadrivalenten bringt neue Elemente zu unserer Kenntnis der Chromosomenstruktur und -differenzierung der verwandten Arten.

Aus der Verteilungskurven der Chromosomenzahlen in den Nachkommenschaften von natürlichen, triploiden Hybriden FFL und von experimentellen Hybriden R_1L , kann das Vorhandensein von Ausgleichungsphänomenen zwischen polysome und hybride unbalancierte Typen geschlossen werden.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CARNAHAN H. L., HILL H. D., 1955. *Lolium perenne* L. $\times$ *4n Festuca elatior* L. Triploid hybrids and colchicine treatments for inducing auto-allohexaploid. *Agron. J.*, **47**, 258-262.
- DARLINGTON C. D., 1937. *Recent Advances in cytology*. London Churchill Ed., 2^e éd., 671 pp.
- DARLINGTON C. D., HAIR J. B., HURCOMBE R., 1951. The history of the garden hyacinths. *Heredity*, **5**, 233-252.
- DARLINGTON C. D., MATHER K., 1944. Chromosome balance and interaction in *Hyacinthus*. *J. Genet.*, **46**, 52-61.
- ESSAD S., 1954. Contribution à la systématique du genre *Lolium*. *Ann. Amélior. Plantes*, **4**, 325-351.
- ESSAD S., 1956. Analyse cytogénétique de deux amphidiploïdes *Lolium perenne* L. $\times$ *Festuca pratensis* HUDS. *C. R. Acad. Sci.*, **243**, 670-672.
- ESSAD S., 1961. Sur les possibilités évolutives de l'hybridation *Lolium perenne* L. $\times$ *Festuca pratensis* HUDS. *Ann. Génét.*, **2**, 41-46.
- ESSAD S., 1962. Étude génétique et cytogénétique des espèces *Lolium perenne* L., *Festuca pratensis* HUDS et de leurs hybrides. *Ann. Amélior. Plantes*, **12**, n° hors sér., 103 p., 1962.
- ESSAD S., 1964. Étude comparative des hybrides réciproques *Lolium perenne* L. $\times$ *Festuca pratensis* HUDS et de leur descendance. *Ann. Amélior. Plantes*, **14**, 295-308.
- GAGNIEU A., BRAUN A., 1961. Observations caryologiques sur les Fétuques de la Flore d'Alsace. *Bull Soc. Bot. Fr.* **106**, 142-144.
- JENKIN T. J., 1933. Interspecific and intergeneric hybrids in herbage grasses. I. Initial crosses. *J. Genet.* **28**, 205-264.
- JENKIN T. J., 1955. Interspecific and intergeneric hybrids in herbage grasses. XVI. *Lolium perenne* and *Festuca pratensis* with references to *Festuca loliacea*. *J. Genet.*, **53**, 379-441.
- LEVAN A., 1942. The effect of chromosomal variation in sugar beets. *Hereditas*, **28**, 345-399.
- MYERS W. M., 1944. Cytological studies of a *3n* perennial Rye-grass and its progeny. *J. Hered.*, **35**, 17-23.
- PETO F. H., 1933. The cytology of certain intergeneric hybrids between *Festuca* and *Lolium*. *J. Genet.*, **28**, 113-156.
- PRICE M. E., ROSS W. M., 1955. The occurrence of trisomics and other aneuploids in a cross of *3n* $\times$ *2n Sorghum vulgare*. *Agron. J.*, **47**, 591-592.
- REUSCH J. D. H., 1959. The nature of the genetic differentiation between *Lolium perenne* and *Festuca pratensis*. *So. Afric. J. agric. Sci.*, **2**, 271-283.
- RICK C. M., NOTANI N. K., 1961. The tolerance of extra chromosomes by primitive tomatoes. *Genetics*, **46**, 1231-1235.
- ROUY G., 1913. *Flore de France*, t. XIV, E. Deyrolle éd., Paris.
- WHITTINGTON W. J., HILL J., 1961. Growth studies on natural hybrids between *Lolium perenne* and *Festuca pratensis*. *J. exper. Bot.*, **12**, 330-340.
- WIT F., 1959. Hybrids of rye-grasses and meadow fescue and their value for grass breeding. *Euphytica*, **8**, 1-12.
- WIT F., 1963. Natural and experimental Festulolium hybrids and their derivatives. *Proc. XIth Int. Congr. Genet.*, The Hague, sept. 1963, vol. **1**, 210.
- WIT F., 1964. Natural and experimental hybrids of rye-grasses and meadow fescue. *Euphytica*, **13**, 294-304.

ÉTUDE CYTOGÉNÉTIQUE DE L'ÉVOLUTION DU MATÉRIEL ISSU DE CROISEMENT ENTRE *TRITICUM AESTIVUM* ET *AGROPYRON INTERMEDIUM*

I. — CRÉATION DE TYPES D'ADDITION STABLES

YVONNE CAUDERON

avec la collaboration technique de Bernadette SAIGNE et Hélène BONHOMME

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches agronomiques du Massif-central, 63-Clermont-Ferrand

RÉSUMÉ

La présente publication rend compte de l'évolution de la descendance d'un hybride F_1 (*Triticum aestivum* variété *Vilmorin 27* $\times$ *Agropyron intermedium*) recroisé par *Vilmorin 27* soit deux fois (descendance R_2), soit trois fois (descendance R_3), avec sélection pour les résistances aux races communes en France des Rouilles jaune, brune et noire, résistances apportées par l'*Agropyron*. Nous avons finalement obtenu divers types d'addition chromosomiquement stables et fixés pour certaines de ces résistances.

— *TAF 46*, un amphidiploïde partiel, ($2n = 56$, dont le stock diploïde complet du Blé et 7 paires de chromosomes additionnelles issues de l'*Agropyron*) a été isolé en F_5 de R_2 . Il est résistant à de nombreux parasites, notamment aux Rouilles brune, jaune et noire, mais il est très différent du Blé, et ne présente directement aucun intérêt en tant que Blé.

— Deux lignées d'addition disomiques ($2n = 44$, dont le stock diploïde complet du Blé et une paire de chromosomes de l'*Agropyron*) ont été isolées dans les descendance R_3 (F_5 de R_3) : *TAF 1*, résistante à la Rouille brune, et *TAF 2*, résistante à la Rouille noire. Bien qu'ayant le type général du Blé, ces deux lignées d'addition sont un peu moins vigoureuses que *Vilmorin 27*. Les gènes qui conditionnent les résistances sont portés par les chromosomes additionnels, et la résistance se manifeste également à l'état monosomique ($2n = 42 + 1$). Les types d'addition monosomiques sont d'ailleurs plus vigoureux que les lignées d'addition disomiques correspondantes.

En conclusion, nous discutons les méthodes recommandables pour obtenir de telles lignées d'addition, et les perspectives de leur utilisation en vue d'améliorer le Blé.

I. — HISTORIQUE

L'intérêt suscité par les hybrides (*Triticum* $\times$ *Agropyron*) est fort ancien et dû au fait que certains *Agropyron* possèdent des caractéristiques qu'il peut être intéressant d'incorporer au Blé tendre (*Triticum aestivum* L. ssp. *vulgare* MAC KEY).

De nombreux auteurs ont relaté les objectifs poursuivis ainsi que les premiers résultats obtenus, et nous en avons résumé l'essentiel dans une précédente publication (CAUDERON, 1958). Récemment, des travaux de sélection ont été entrepris indépendamment dans divers laboratoires ; on peut en tirer les conclusions suivantes : seuls, les hybrides impliquant *A. intermedium* (HOST) P. B. ($2n = 42$) et *A. elongatum* ⁽¹⁾ ($2n = 70$) donnent, en croisement avec le Blé, des descendants dont la stabilité chromosomique et la fertilité s'améliorent au cours des générations. Cependant, en dépit d'une certaine affinité entre les chromosomes des espèces parentes (cf. CAUDERON, 1958, 1963), on ne peut guère espérer introduire chez le Blé tendre des gènes d'*Agropyron* par les processus normaux de recombinaison génétique ; le transfert des caractères de l'*Agropyron* au Blé ne semble pouvoir s'effectuer que :

— par addition d'un génome, d'un chromosome ou d'un fragment de chromosome au stock diploïde complet du Blé (amphidiploïdes partiels ou lignées d'addition) ;

— par substitution d'un chromosome ou fragment de chromosome d'*Agropyron* à un chromosome ou fragment de chromosome du Blé (lignées de substitution ou de translocation).

Par addition d'un génome, on a stabilisé des amphidiploïdes partiels ($2n = 56$) possédant, outre le stock diploïde complet du Blé, un génome issu d'*Agropyron* : les formes ainsi obtenues sont pérennes ; elles sont immunes à la plupart des parasites du Blé ; elles ont toutefois conservé de nombreux caractères indésirables de l'*Agropyron*, et elles sont peu productives. Elles ne semblent guère exploitées directement à l'heure actuelle bien qu'il en ait été isolé dans de nombreux pays, entre autres en U.R.S.S. (TSITZIN 1963 *a, b, c* ; et *al.* 1963 *a, b* ; LUBIMOVA, 1963 *a, b*), au Canada (SHEBESKI et WU, 1952 ; JENKINS 1957), aux États-Unis (MARSHALL et SCHMIDT, 1954 ; ELLIOTT 1957), en Allemagne (OHLENDORF, 1952, 1955) et en France (CAUDERON, 1962, 1963, 1964 ; SIMONET, non publié). Ces amphidiploïdes partiels ont, par contre, été utilisés comme géniteurs en croisement avec des Blés tendres : d'une manière générale, ce sont les formes obtenues à partir d'*A. elongatum* en Amérique, à partir d'*A. intermedium* en Europe, qui se sont révélées les plus intéressantes, mais nous devons souligner que le nombre des gamètes d'*Agropyron* entrant dans le matériel soumis à sélection a toujours été extrêmement faible.

Par addition ou substitution d'un chromosome ou fragment de chromosome, on a obtenu des formes introgressives annuelles, très proches du Blé, stabilisées à 42 ou 44 chromosomes. Pour ne citer que quelques exemples, on a pu introduire de la sorte des résistances aux maladies suivantes : Rouille brune (*Puccinia Triticina* ERIKS. = *P. recondita* ROB. ex. DESM.), Rouille noire (*Puccinia graminis Tritici* ERIKS. et HENN.), Rouille jaune (*Puccinia glumarum* (SCHM.) ERIKS. et HENN. = *P. striiformis*), Caries (*Tilletia caries* (D. C.) TULL. et *Tilletia foetida* (WALLR.) LIRO), Charbon (*Ustilago tritici* (PERS.) ROSTR.), Virus de la mosaïque (*Marmor virgatum* MCK. var. *typicum*).

Ainsi, dans le matériel obtenu par SANDO à partir d'*A. elongatum*, SCHLEHUBER a isolé deux lignées hexaploïdes résistantes aux différentes races de Rouille brune

⁽¹⁾ Il s'agit en fait de l'espèce continentale décaploïde désignée à tort sous le nom de *A. elongatum* (HOST) P. B. et dont le statut spécifique n'a pas encore été précisé. Pour plus de simplicité, nous la désignerons sous ce nom puisqu'il a été employé par tous les auteurs qui ont utilisé cette espèce dans les croisements avec les Blés.

sévissant en Amérique du Nord : l'une est une lignée de substitution dans laquelle le chromosome d'*Agropyron* portant les gènes de résistance a été substitué au chromosome 3 D (XVI) du Blé (cf. BAKSHI et SCHLEHUBER, 1959) ; la seconde s'est formée à la suite de la translocation naturelle d'un très petit fragment de chromosome d'*Agropyron* portant les gènes de résistance (SCHLEHUBER et SEBESTA, 1959 ; SEBESTA et al., 1963). OHLENDORF-WIENHUES (1952, 1955, 1960) a obtenu divers types de lignées d'addition ($2n = 44$) et de substitution ($2n = 42$) dans les descendes de croisements (*T. aestivum* $\times$ *A. intermedium*). Une seule paire de chromosomes déterminerait une résistance dominante à toutes les races de Rouille brune et aussi de Rouille jaune sévissant en Allemagne. Les gènes conditionnant la résistance à la Rouille jaune seraient localisés sur l'un des bras du chromosome, alors que ceux qui conditionnent la résistance à la Rouille brune se trouveraient sur l'autre bras, non loin du centromère. Trois variétés de Blé ont été impliquées successivement dans les recroisements au cours de ce travail de sélection ; ainsi pour un même chromosome d'*Agropyron*, OHLENDORF-WIENHUES a isolé plusieurs lignées d'addition ou de substitution qui ne diffèrent que par le génotype du Blé. Elle a étudié l'influence de ce chromosome sur la productivité : les lignées d'addition ou de substitution accusent, la plupart du temps, une baisse de rendement par rapport aux Blés correspondants, mais il y a des différences en fonction du génotype du Blé qui a reçu le chromosome additionnel. D'autre part, le rendement est beaucoup moins affecté lorsque le bras de chromosome qui porte la résistance à la Rouille jaune manque. Signalons également, parmi les travaux en cours de cet auteur, une tentative de substitution systématique du chromosome d'*Agropyron* aux différents chromosomes du Blé et l'utilisation des rayons X afin de faire passer un segment de chromosome de l'*Agropyron* sur l'un des chromosomes du Blé (lignées de translocation).

ELLIOTT (1957, 1959) a utilisé les rayons X afin de transporter un segment de chromosome d'*A. elongatum* porteur de la résistance à la Rouille noire sur l'un des chromosomes du Blé tendre (variété *Idaëd*). Il a croisé un amphidiploïde partiel ($2n = 56$) isolé dans le matériel de SANDO, avec *Idaëd*, irradié les grains F_1 ($2n = 49$) et sélectionné, dans les descendes, les individus porteurs de la translocation adéquate. Il a isolé ainsi une lignée hexaploïde résistante aux différentes races de Rouille noire présentes dans la région de Winnipeg, lignée qui, selon KNOTT (1961) porterait les gènes de résistance Sr_6 , Sr_7 , et Sr_8 .

De son côté, KNOTT (1959, 1961, 1964) a transféré à la variété de Blé tendre *Thatcher* la résistance d'*A. elongatum* à la race de Rouille noire 15 B. Il a utilisé comme point de départ, un amphidiploïde partiel ($2n = 56$) isolé dans le matériel de SHEBESKI, dont la résistance est contrôlée par un ou plusieurs gènes portés par un seul chromosome d'*Agropyron*. Des croisements répétés par *Thatcher* lui ont permis d'isoler une lignée d'addition ($2n = 44$) et une lignée de substitution ($2n = 42$) dans laquelle un chromosome d'*Agropyron* a été substitué au chromosome 6 A (VI) du Blé. Aucune de ces lignées ne s'étant révélée aussi productive que *Thatcher*, KNOTT a utilisé les radiations ionisantes afin de limiter l'apport de l'*Agropyron* au segment porteur du ou des loci intéressants et isolé quelques lignées de translocation plus productives que les précédentes.

Partant également d'un amphidiploïde partiel ($2n = 56$), issu du matériel de SANDO, LARTER et ELLIOTT (1956) ont introduit chez le Blé tendre *Elgin* un

chromosome d'*A. elongatum* déterminant la résistance à la Carie. Une sélection dans ce matériel a permis à KONZAK et HEINER (1959) d'isoler des lignées d'addition agromorphiquement intéressantes.

SCHMIDT et al. (1953), HEYNE et al. (1956), BEVER (1959), ont relaté la création de lignées de même nature, résistantes à de nombreux parasites et, plus particulièrement au Charbon vêté.

Des études de SWARUP et al. (1956) et SCHMIDT et al. (1956), il s'est avéré que le déterminisme de la résistance d'*A. elongatum* au virus de la mosaïque était assez complexe et que la résistance était conditionnée par des facteurs localisés sur des chromosomes d'*Agropyron* qui ne présentent aucune homologie avec ceux du Blé ; on ne peut donc espérer l'incorporer au Blé qu'en ajoutant les chromosomes ou fragments de chromosomes responsables, hypothèse récemment confirmée par SEBESTA (1963).

Dans les descendance d'un croisement entre la variété de Blé tendre *Vilmorin 27* et *Agropyron intermedium*, après recroisement par le Blé et à la suite d'une sélection pour la résistance aux trois Rouilles du Blé, nous avons isolé divers types de lignées d'addition. La présente publication rend compte de l'évolution du matériel et de l'obtention de ces différentes lignées. Elle s'intègre dans un travail d'ensemble sur les hybrides (*Triticum* $\times$ *Agropyron*) que nous avons développé depuis 1950.

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

1^o Matériel

Deux espèces ont été impliquées dans les croisements :

— *Triticum aestivum* L. ssp. *vulgare* MAC KEY, $2n = 42$.

Afin d'éviter de superposer les effets dus aux recombinaisons intervariétales et ceux dus à l'introduction des chromosomes d'*A. intermedium*, nous avons toujours utilisé la même lignée pure de Blé, *Vilmorin 27*. C'est une variété d'hiver, qui a été très cultivée en France jusque vers 1955 ; elle est, au stade adulte, sensible aux races de Rouilles noire, brune et jaune, communes en France ; elle a servi de parent femelle à la F_1 et de parent mâle aux descendance issues des croisements. Tout le matériel analysé au cours de ce travail possède donc le cytoplasme du Blé *Vilmorin 27*.

— *Agropyron intermedium* (HOST) P. B., $2n = 42$. Le clone n° 75, parent mâle de nos F_1 (*T. aestivum* $\times$ *A. intermedium*), est issu d'un semis de graines reçues du Canada (Université de Saskatchewan). Il est hétérozygote, mais tout le matériel faisant l'objet de la présente étude provient d'une seule plante F_1 , donc d'un seul gamète d'*A. intermedium*. Le clone 75, de même que la F_1 , est immun aux trois Rouilles du Blé, tout au moins aux races communes en France ; il possède un autre caractère dominant qui s'est révélé utilisable comme marqueur : une forte pilosité de la face supérieure des limbes.

— Le matériel issu des croisements par *Vilmorin 27* a été suivi en autofécondation contrôlée ou croisé à nouveau, et identifié par des séries de nombres, suivant les méthodes utilisées classiquement en culture généalogique. Nous avons appelé F_x de R_y la x^e génération en auto-fécondation après le y^e recroisement.

2^o Méthodes

a) Analyses chromosomiques.

Nous avons dénombré les chromosomes somatiques dans les méristèmes primaires des racines : celles-ci, prélevées sur des grains mis à germer en boîtes de Petri ou sur des plantules élevées en pots individuels, ont été colorées au Feulgen selon une technique déjà décrite (CAUDERON, 1965).

Nous avons effectué les analyses de comportement méiotique dans les cellules-mères du pollen après fixation à l'alcool acétique ou au Carnoy ferrique et coloration à l'acétocarmin (CAUDERON, 1958, p. 418 et sq.).

b) *Élevage des plantes.*

Toutes les plantes ayant fait l'objet d'une analyse cytogénétique ont été élevées en pots individuels, maintenues en serre ou en châssis pendant l'hiver, et repiquées au printemps en plein champ à grand écartement (40 cm $\times$ 40 cm) ; pour toutes les plantes jugées intéressantes, nous avons assuré l'autofécondation en ensachant les épis avant la floraison : une forte sélection a été faite pour la fertilité.

c) *Pépinières d'observation.*

Dès que les lignées ont montré une fertilité à peu près normale, nous avons mis en place chaque année une pépinière d'observation, réalisée en semis d'automne avec les techniques classiques de la culture généalogique.

d) *Méthodes d'infection et de sélection pour la résistance aux Rouilles.*

A chaque génération, nous avons sélectionné pour la résistance au stade adulte au champ à la suite d'infections naturelles ou artificielles : ces dernières ont été faites avec des populations de Rouilles brune et noire provenant de Versailles, Montpellier ou Clermont-Ferrand. La résistance à la Rouille jaune a toujours été jugée après infection naturelle.

En 1958, nous avons éprouvé en serre au stade plantule 54 lignées, 18 F_3 de R_3 (= troisième génération après le troisième recroisement) et 36 F_4 de R_2 pour leur comportement vis-à-vis de la Rouille brune. Environ le tiers des plantes a présenté une forte résistance avec hypersensibilité nette. Cependant, parmi les lignées fixées pour la résistance au stade adulte, les unes étaient sensibles au stade plantule, les autres résistantes comme l'*Agropyron*. Étant donné la discordance des deux types de résistance et l'intérêt plus grand de la résistance au stade adulte, nous n'avons par la suite tenu compte que de ce type de résistance.

Dans les premières générations de sélection, jusqu'en F_4 de R_2 et F_3 de R_3 , nous n'avons retenu que les individus ne manifestant aucune attaque d'aucune rouille. Les détails concernant le choix effectué ensuite à chaque génération seront précisés au cours de l'exposé des résultats.

III. — RÉSULTATS

A. — ÉVOLUTION DES PREMIÈRES GÉNÉRATIONS

1° F_1 de R_2

Rappelons que, chez les hybrides entre *T. aestivum* et *A. intermedium*, la forte stérilité des F_1 (et, à un degré moindre, des amphidiploïdes) nous avait amenée à procéder par recroisement en utilisant le Blé comme parent mâle. Dans ce cas, seules les F_1 de R_1 issues de gamètes femelles non réduits ont présenté un intérêt.

Pour des raisons déjà exposées (CAUDERON, 1958, p. 479 et sq), les descendances issues de l'autofécondation des F_1 de R_1 n'ont pas été suivies au-delà de la F_3 . Afin de retourner plus rapidement à des types morphologiquement voisins du Blé, nous avons jugé préférable de recroiser les F_1 de R_1 une fois de plus.

La généalogie de notre matériel se présente donc ainsi (graph. 1) : une seule plante F_1 (*Vilmorin 27* $\times$ *A. intermedium*) à $2n = 43$ ⁽¹⁾, hautement stérile, donne en recroisement par *Vilmorin 27*, deux plantes F_1 de R_1 , à $2n = 64$ ⁽¹⁾, donc génétiquement identiques, diploïdes pour le Blé et haploïdes pour l'*Agropyron*. Le recroisement de ces deux plantes par *Vilmorin 27* donne 25 grains. Les 17 plantes F_1 de R_2 issues du semis ressemblent au Blé, notamment en ce qui concerne la morpho-

⁽¹⁾ La plante F_1 n° 135-6, était aneuploïde ($2n = 43$) ; l'un ou l'autre des deux parents, mais plus probablement l'*Agropyron*, dont la méiose est plus irrégulière, peut avoir fourni le chromosome additionnel. Nous avons retrouvé ce dernier chez les F_1 de R_1 ($2n = 64$), mais il n'a pas été possible de l'identifier dans les générations suivantes (pour l'analyse du comportement méiotique de ce matériel cf. CAUDERON, 1958, pp. 470 et 481).

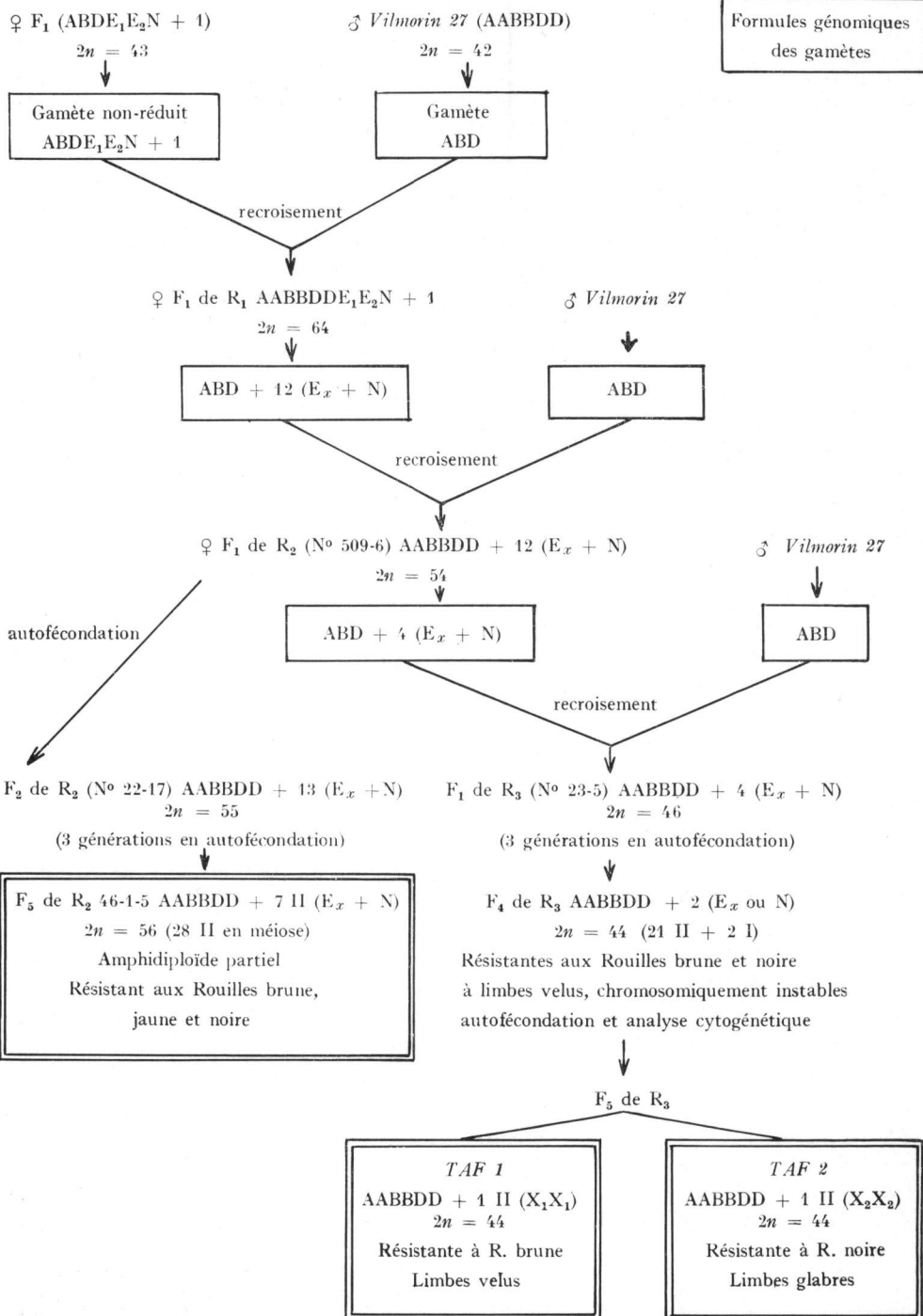


TABLEAU I

Comportement méiotique (M_I . 50 cellules-mères du pollen analysées
pour chaque plante) et fertilité des F_1 de R_1 , F_1 de R_2 , F_1 de R_3 .

	Nbre de grains par épi	Nbre $2n$	I		II		III		IV		Nbre de chiasmata par cellule	
			Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Moyenne	Erreur stand.
F_1 de R_1	35,0	64	3 — 14	9,40	20 — 27	24,30	0 — 2	0,66	0 — 2	0,98	48,30	$\pm$ 0,39
* 1	22,3	54	6 — 14	10,12	20 — 24	21,84	0 — 1	0,04	0 — 1	0,02	41,28	$\pm$ 0,30
2	15,1	52	6 — 12	9,20	19 — 23	21,20			0 — 1	0,10	40,50	$\pm$ 0,22
3	13,4	52	8 — 12	10,22	19 — 22	20,70	0 — 1	0,02	0 — 1	0,08	39,84	$\pm$ 0,21
4	13,1	51	7 — 13	9,22	19 — 22	20,86	0 — 1	0,02			38,80	$\pm$ 0,27
5	10,5	56	8 — 18	12,70	19 — 24	21,54	0 — 1	0,02	0 — 1	0,04	40,32	$\pm$ 0,34
6	5,1	52 $\pm$										
7	4,4	52	10 — 16	11,88	16 — 21	18,88	0 — 1	0,04	0 — 2	0,56	36,18	$\pm$ 0,35
8	3,0	55	7 — 15	10,76	19 — 24	22,04			0 — 1	0,04	40,56	$\pm$ 0,27
F_1 de R_2	9	50	6 — 12	8,34	17 — 22	20,52	0 — 1	0,10	0 — 1	0,08	37,30	$\pm$ 0,34
(17 plantes)	10	49	8 — 15	10,56	14 — 20	17,08	0 — 2	0,44	0 — 2	0,74	33,40	$\pm$ 0,28
11	0	53	9 — 15	11,70	18 — 22	19,94	0 — 1	0,02	0 — 1	0,34	38,60	$\pm$ 0,22
12	0	50	7 — 12	9,64	18 — 20	19,40	0 — 1	0,52			37,76	$\pm$ 0,20
13	0	48	8 — 10	8,46	18 — 20	19,50	0 — 1	0,02	0 — 1	0,12	37,66	$\pm$ 0,18
14	0	49 $\pm$										
15	0											
16	0	49	6 — 11	7,48	16 — 21	19,08	0 — 1	0,60	0 — 1	0,32	36,98	$\pm$ 0,27
17	0	50	6 — 10	8,36	19 — 22	20,76	0 — 1	0,04			38,42	$\pm$ 0,22
** 1	29,9	46	4 — 8	4,40	19 — 21	20,76	0 — 1	0,02			39,38	$\pm$ 0,25
2	17,0	49	5 — 7	6,90	21 — 22	21,05					40,50	$\pm$ 0,29
F_1 de R_3	3	45	3 — 11	4,32	17 — 21	20,34					37,24	$\pm$ 0,36
(5 plantes)	4	45	3 — 7	3,60	19 — 21	20,70					39,46	$\pm$ 0,30
5	0											

* plante n° 509-6

** plante n° 23-5

logie de l'épi (forme des glumes, nombre d'épillets par épi, compacité, etc.) ; cependant, presque toutes sont pérennes, et immunes aux Rouilles jaune, brune et noire, caractères hérités de l'*Agropyron*. Elles diffèrent essentiellement l'une de l'autre par la fertilité (cf. tabl. 1). Sur 17 plantes, 7 sont totalement stériles et une seule, la plante n° 509-6 est vraiment fertile : elle donne en moyenne, plus de 20 grains par épi (1). Cette plante est à l'origine de tout notre matériel.

Pour cette génération, la fertilité a donc été le facteur essentiel du choix des descendance et nous avons tenté de voir dans quelle mesure elle était en relation avec leur constitution chromosomique.

L'analyse cytogénétique (cf. tabl. 1) montre qu'il y a eu, par rapport à la génération précédente, une importante élimination de chromosomes ($2n$ compris entre 48 et 56 au lieu de $2n$ 64) qui, pour la plupart, devraient être ceux de l'*Agropyron*, présents à l'état haploïde chez la plante-mère. Étant donné les nombres $2n$ observés et l'ori-

gine de ces plantes nous devons donc avoir à la M_1 21 bivalents de type $\frac{ABD}{ABD}$ avec, en addition, de 6 à 14 chromosomes d'*Agropyron*. Bien que le nombre de bivalents soit malgré tout presque toujours de l'ordre de 21, nous avons remarqué un léger excès d'univalents, des multivalents et, chez quelques plantes, une assez grande variabilité dans le mode de conjugaison des chromosomes, mais nous pouvons considérer comme possible trois causes de déviations :

a) *Asyndèse accidentelle* de chromosomes homologues (2) ; elle est commune chez tous les amphidiploïdes (*Triticum* $\times$ *Agropyron*) ; elle pourrait se manifester dans ce matériel et concerner les chromosomes de Blé.

b) *Remaniements* à la génération précédente au moment de la formation des gamètes, et il y aurait ici deux cas possibles :

— ruptures d'univalents par suite de leur comportement aberrant de retardataires sur le fuseau à l'anaphase ;

— formation de chiasmas et recombinaisons entre chromosomes qui ne sont pas des homologues parfaits, selon le schéma présenté par RILEY et KEMPANNA (1963) ; rappelons que nous avons admis la possibilité d'associations homéologues allosyndétiques (entre chromosomes de Blé et chromosomes d'*Agropyron* chez les F_1 et chez les F_1 de R_1 (CAUDERON, 1958, p. 496).

c) *Perte de chromosomes de Blé à la génération précédente*, à la suite d'anomalies du type de celles que nous venons de décrire.

Les différences de fertilité entre plantes ne s'expliquent uniquement ni par les nombres $2n$, ni par les anomalies méiotiques. Cependant, la perte de certains des chromosomes du Blé doit contribuer au déséquilibre : en effet toutes les plantes qui ont moins de 21 bivalents à la M_1 sont pratiquement stériles et les plantes assez fertiles forment environ 21 bivalents ; entre ces dernières, les différences de fertilité sont vraisemblablement dues au fait que la dislocation du stock haploïde de l'*Agropyron* ne peut se produire impunément au hasard. De même que dans les descendance des Blés pentaploïdes (WATKINS, 1930), des combinaisons viables, létales ou sub-

(1) Environ 10 épis battus par plante ; les fertilités moyennes observées sur les mêmes plantes sont du même ordre en autofécondation et en fécondation libre : nous n'avons observé aucune stérilité mâle.

(2) Nous trouverons des cas d'asyndèse accidentelle des chromosome homologues de Blé chez certaines formes d'addition monosomiques et disomiques.

létales doivent se former dans les gamètes aussi bien que dans les zygotes en fonction de la répartition des chromosomes d'*Agropyron*. Cette situation se présente dans le cas des plantes qui, ayant au moins 21 bivalents à la M_1 ont probablement conservé le stock diploïde du Blé, mais avec en plus une fraction plus ou moins « favorable » d'*Agropyron*. Dans l'effectif restreint dont nous disposions, la plante n° 509-6 représentait la combinaison la mieux équilibrée.

2° F_1 de R_3 et F_2 de R_2

La plupart des F_1 de R_2 avaient été recroisées par *Vilmorin 27* ou autofécondées, mais presque toutes les séries se sont révélées sans intérêt et ont été abandonnées. Seule la F_1 de R_2 n° 509-6 a été suivie en recroisement (série 23, 5 plantes F_1 de R_3) et en autofécondation (série 22, 25 plantes F_2 de R_2). Les 30 plantes obtenues ont été étudiées comparativement en cours de végétation. Toutes les plantes R_3 et 19 (sur 25) des R_2 ont conservé la résistance aux trois types de Rouilles. Cependant, la plupart des R_2 sont pérennes alors que les R_3 ne le sont plus. Les différences entre plantes portent sur la vigueur générale, la hauteur, le nombre d'épis, la morphologie de l'épi (essentiellement longueur et compacité), et surtout la fertilité : sur 25 plantes F_2 de R_2 , 4 sont totalement stériles et 6 ont donné plus de 35 grains par épi. La fertilité des 5 plantes F_1 de R_3 , qui varie de 0 à 30 grains par épi, est indiquée dans le tableau 1, ainsi que leur comportement méiotique : les nombres $2n$ sont compris entre 45 et 49 ; les comportements sont assez réguliers, généralement peu variables, avec dans tous les cas une majorité de cellules-mères du pollen avec 21 bivalents à la M_1 . Étant donnée l'origine de la plante-mère, ces associations impliquent vraisemblablement les chromosomes du Blé $\left(21 \text{ paires } \frac{ABD}{ABD} \right)$. Nous pouvons donc admettre que toutes ces plantes, de même que la plante-mère n° 509-6, ont conservé les 42 chromosomes du Blé. Les chromosomes additionnels seraient des chromosomes de l'*Agropyron* : 12 probablement tous différents (6 sont impliqués, mais tout à fait occasionnellement, dans des associations à la M_1) chez la plante n° 509-6 ; 3, 4 ou 7 (également tous différents) chez les F_1 de R_3 , qui sont encore toutes résistantes aux Rouilles jaune, brune et noire. Du point de vue cytogénétique, nous n'avons que très peu d'informations en ce qui concerne les F_2 de R_2 . Étant donné la structure de la plante-mère, n° 509-6, elles ne devraient différer que par la fraction d'*Agropyron* ajoutée. Les nombres $2n$ sont compris entre 48 et 55 ; ils sont donc du même ordre de grandeur que ceux des plantes de la génération précédente mais les combinaisons réalisées doivent être mieux équilibrées. Seules ont été conservées les descendance des dix plantes résistantes les plus fertiles.

3° Générations F_2 à F_4 de R_3 et F_3 à F_5 de R_2

Pour ces trois générations, étant donné l'importance des effectifs de plantes dont nous disposions chaque année, nous avons sélectionné dans les conditions de culture généalogique, en ne retenant, à chaque génération, que les plantes suffisamment fertiles et indemnes des trois Rouilles ; mais il faut dire que les attaques de Rouille jaune ont été très faibles.

Le matériel manipulé se présente de la manière suivante :

TABLEAU 2

Comportements méiotiques des F_5 de R_2 (M_1)

Généalogie		Nombre $2n$	Nombre de cellules analysées	I		II		III		IV		Nombre de chiasmata par cellule	Nombre de grains par épi
				Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne		
19	1 — 1	49	50	7 — 11	8,60	19 — 21	20,16	0 — 1	0,02	0 — 1	0,02	36,92 ± 0,21	6,7
	1 — 2	51	50	1 — 15	5,74	17 — 25	22,60					36,96 ± 0,66	6,0
	1 — 3	51	50	1 — 13	4,12	19 — 25	23,44					41,74 ± 0,56	7,5
	1 — 4	52	50	2 — 8	3,16	22 — 25	24,42					45,06 ± 0,40	27,7
22	1 — 2	44	50	2 — 4	2,80	16 — 21	19,08	0 — 1	0,12	0 — 2	0,64	37,86 ± 0,24	10,9
	1 — 3	46	50	4 — 8	4,24	19 — 21	20,80			0 — 1	0,04	39,08 ± 0,29	2,6
	1 — 4	44	50	0 — 6	2,36	19 — 21	20,78			0 — 1	0,02	39,04 ± 0,33	33,3
42	1 — 1	50	50	2 — 8	3,44	21 — 24	23,28	0 — 1	0,38	0 — 1	0,04	41,74 ± 0,24	0
	1 — 2	52	50	1 — 7	2,46	21 — 25	24,20					44,90 ± 0,29	1,7
	1 — 3	52	50	2 — 10	4,90	20 — 25	23,44					41,92 ± 0,45	2,3
	1 — 4	53	50	0 — 5	1,36	23 — 26	25,04					46,10 ± 0,31	19,7
	1 — 6	52	50	0 — 8	1,88	22 — 26	25,06					45,44 ± 0,42	3,3
46	1 — 1	57	50	1 — 8	2,28	23 — 28	26,98	0 — 2	0,12	0 — 1	0,10	50,06 ± 0,36	17,4
	1 — 2	55	50	1 — 5	2,24	24 — 27	26,30			0 — 1	0,04	48,88 ± 0,32	21,7
	1 — 3	58	50	0 — 10	1,64	24 — 29	28,18			0 — 1	0,02	51,72 ± 0,34	9,7
	1 — 4	56	39	2 — 4	2,67	26 — 27	26,66					49,97 ± 0,26	20,7
	1 — 5	56	50	0 — 4	0,84	26 — 28	27,54					50,22 ± 0,32	30,8
	1 — 6	55	50	3 — 7	3,56	24 — 26	25,72					47,70 ± 0,26	15,7
54	1 — 1	53	45	1 — 5	1,78	22 — 26	24,56	0 — 1	0,02	0 — 2	0,51	47,00 ± 0,44	5,0
	1 — 2	53	50	1 — 6	2,72	18 — 26	23,24	0 — 1	0,04	0 — 2	0,92	44,84 ± 0,36	6,3
	1 — 3	53	50	1 — 9	2,94	20 — 26	24,44	0 — 1	0,02	0 — 1	0,28	44,74 ± 0,35	18,6
	1 — 4	53	50	1 — 7	2,26	20 — 26	23,96	0 — 1	0,06	0 — 2	0,66	45,58 ± 0,30	9,5
	1 — 5	53	50	1 — 5	1,62	21 — 26	23,92	0 — 1	0,06	0 — 2	0,84	46,52 ± 0,38	10,7
	1 — 6	54	50	1 — 8	3,00	21 — 26	23,62	0 — 2	0,24	0 — 2	0,76	46,10 ± 0,35	7,4

— F_2 de R_3 et F_3 de R_2 : 2 500 plantes environ, parmi lesquelles nous n'avons retenu que les plantes résistantes ayant produit au moins deux épis et vingt-cinq grains, soit au total 54 plantes (18 F_2 de R_3 et 36 F_3 de R_2).

— F_3 de R_3 et F_4 de R_2 : 54 lignées (environ 1 500 plantes) sélectionnées selon le même principe et parmi lesquelles nous avons conservé 33 plantes (5 F_3 de R_3 et 28 F_4 de R_2).

Les cinq plantes F_3 de R_3 dérivent toutes de la plante F_1 de R_3 n° 23-5 ($2n = 46$ avec 21 bivalents $\frac{ABD}{ABD} + 4$ univalents d'*Agropyron*).

Celles des F_4 de R_2 qui ont été conservées par la suite dérivent de la plante F_2 de R_2 n° 22-17 ($2n = 55$).

— F_4 de R_3 et F_5 de R_2 , 33 lignées (2 familles R_3 et 5 familles R_2) soit au total environ 2 000 plantes.

A cette génération nous avons repris l'analyse cytogénétique : chaque famille présentant une certaine homogénéité morphologique, nous avons limité le sondage à une lignée par famille : six grains, prélevés au hasard, ont été mis à germer en boîte de Petri ; après dénombrement chromosomique, les plantes ont été mises en place en pleine terre, à grand écartement. Elles ont été suivies en cours de végétation et infectées au stade adulte.

Au cours de ces trois générations, nous avons assisté à une différenciation morphologique des deux séries de descendance et à une dissociation des résistances aux différentes Rouilles surtout chez les R_3 .

B. — EXTRACTION DES LIGNÉES D'ADDITION

1° Descendance R_2

Entre F_3 et F_5 de R_2 , toutes les familles R_2 ont évolué vers des types intermédiaires entre les deux espèces parentes ; elles ont conservé de nombreux caractères indésirables de l'*Agropyron*. D'une manière générale, elles sont plus tardives et elles ont l'épi beaucoup plus lâche que *Vilmorin 27* ; elles sont pérennes, mais à des degrés divers ; elles tallent peu, sont sensibles à la verse et assez peu fertiles en dépit d'une sélection sévère effectuée à chacune des générations. Chez la plupart des lignées, les épis se désarticulent à maturité, et les grains sont vêtus. Cependant presque toutes les plantes sont hautement résistantes aux trois Rouilles du Blé : il n'y a pas de lignées fixées, mais on n'observe jamais qu'une proportion infime de plantes sensibles et seulement à l'une des trois espèces de Rouille. L'analyse cytogénétique révèle qu'aucune des lignées étudiées n'est chromosomiquement stable (cf. tabl. 2). Les nombres $2n$ sont presque tous proches de 56, les comportements méiotiques sont encore assez variables. Toutes les plantes analysées sont aneuploïdes, sauf une (n° 46-1-5, $2n = 56$, 28 bivalents à la M_1), qui est résistante aux Rouilles jaune, brune et noire et appartient à la famille la plus homogène ; seule la descendance de cette plante a été finalement conservée, et nous l'avons suivie durant six générations. Nous avons toujours observé une majorité de plantes à $2n = 56$ (cf. tabl. 3) formant assez régulièrement 28 bivalents à la M_1 (cf. tabl. 4) ; les aneuploïdes (essentiellement $2n = 55$ et 57) sont rares. Nous avons ainsi fixé une lignée, dénommée TAF 46, qui est chromoso-

miquement assez stable, et qui présente une bonne fertilité. Elle est autogame et elle s'est avérée morphologiquement homogène et fixée pour les résistances aux Rouilles jaune, noire et brune.

Nous avons pu croiser *TAF 46*, d'une part avec *Vilmorin 27*, d'autre part avec *A. intermedium*. En croisement avec *Vilmorin 27*, nous avons obtenu des F_1 chez lesquelles nous avons observé régulièrement 21 bivalents et 7 univalents à la M_1 (cf. tabl. 5 et photo), ce qui semble prouver que le stock diploïde apporté par le Blé *Vilmorin 27* n'a pas subi de profonde modification structurale. On peut donc consi-

TABLEAU 3

Stabilité chromosomique de l'amphidiploïde partiel TAF 46

Généalogie	Nombre de plantes analysées	Effectifs			Fréquence des plantes à $2n = 56$
		$2n = 55$	$2n = 56$	$2n = 57$	
F_6 de R_2	49	9	37	3	0,76
F_7 de R_2	10	3	7	0	0,70
F_8 de R_2	14	1	13	0	0,93
F_9 de R_2	5	0	5	0	1,00
F_{10} de R_2	5	1	4	0	0,80
F_{11} de R_2	10	1	9	0	0,90

TABLEAU 4

Comportement à la M_1 et fertilité de TAF 46, depuis la F_6 de R_2
(50 cellules-mères du pollen analysées et 2 épis autofécondés pour chaque plante)

Généalogie	Nombre de plantes analysées	I		II		III		IV		Nombre de grains par épi
		Ext.	Moy.	Ext.	Moy.	Ext.	Moy.	Ext.	Moy.	
F_6 de R_2	16	0 — 8	1,28	24 — 28	27,33	0 — 2	0,01	0 — 1	0,01	45,7
F_7 de R_2	7	0 — 8	1,31	24 — 28	27,29	0 — 1	≠ 0	0 — 1	0,03	45,8
F_8 de R_2	5	0 — 6	1,22	24 — 28	27,26	0 — 1	0,01	0 — 1	0,06	56,2
F_9 de R_2	3	0 — 6	1,11	25 — 28	27,27			0 — 1	0,09	53,5
F_{10} de R_2	4	0 — 6	1,56	25 — 28	27,16	0 — 1	≠ 0	0 — 1	0,03	56,2
F_{11} de R_2	4	0 — 8	1,37	24 — 28	27,26			0 — 1	0,03	46,1

dérer *TAF 46* comme un amphidiploïde partiel possédant les trois génomes du Blé $\left(21 \text{ paires } \frac{ABD}{ABD}\right)$, et un génome additionnel $\left(7 \text{ paires } \frac{X}{X}\right)$ venu d'*Agropyron intermedium*; ce génome est constitué de chromosomes qui ne s'associent pas avec ceux du Blé. Il s'agit vraisemblablement d'un génome nouveau formé à partir des différents génomes d'origine E_1 , E_2 et N , mais l'analyse des comportements méiotiques des F_1 (*TAF 46* $\times$ *A. intermedium*), que nous avons obtenues et étudiées (cf. tabl. 5) ne peut guère nous éclairer sur ce point.

TABLEAU 5

Analyse génomique de l'amphidiploïde TAF 46

Généalogie	Nombre $2n$	Nombre de plantes analysées	I		II		III		IV	
			Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne
<i>Vilmorin 27</i> $\left(\frac{ABD}{ABD}\right)$	42	4	0 — 2	0,07	20 — 21	20,96				
<i>TAF 46</i> $\times$ <i>V. 27</i> $\left(\frac{ABDX}{ABD}\right)$	49	10	7 — 13	7,30	18 — 21	20,84	0 — 1	≠ 0	0 — 1	≠ 0
<i>TAF 46</i> $\times$ <i>A. intermedium</i>	49	1	22 — 37	29,14	5 — 12	7,50	0 — 4	1,46	0 — 2	0,12
$\left(\frac{ABDX}{E_1E_2N}\right)$	49	1	23 — 35	30,46	4 — 11	7,08	0 — 4	1,22	0 — 1	0,18
	49	1	16 — 35	25,32	3 — 13	9,60	0 — 4	1,28	0 — 2	0,16
<i>A. intermedium</i> $\left(\frac{E_1E_2N}{E_1E_2N}\right)$	42	1	0 — 2	0,51	17 — 21	19,79	0 — 2	0,17	0 — 2	0,34
(E_1E_2N)	21*	1	1 — 11	4,82	4 — 9	6,29	0 — 4	1,04	0 — 1	0,09

* Comportement déduit indirectement de l'hybride (*A. intermedium* $\times$ *Secale cereale*), cf. CAUDERON, 1962.

De l'*Agropyron*, TAF 46 a conservé de nombreux caractères, et les gènes qui les conditionnent doivent être portés par les chromosomes additionnels — ce que nous préciserons, dans une autre publication, par l'étude des lignées d'addition disomiques isolées dans les descendance issues du croisement (TAF 46 $\times$ *Vilmorin* 27).

2° Descendance R_3

Entre F_2 et F_4 de R_3 , toutes les plantes ont évolué vers des types morphologiquement voisins du Blé ; elles sont annuelles, très fertiles, de même précocité que *Vilmorin* 27, et pour la plupart aussi sensibles à la Rouille jaune. Elles diffèrent cependant dans leur comportement vis-à-vis des Rouilles brune et noire et vis-

TABLEAU 6

Comportements méiotiques (M_I) des F_4 de R_3
(50. cellules-mères du pollen analysées pour chaque plante)

Généalogie		Nombre $2n$	I		II		III		IV		Nombre de chiasmas par cellule	
			Extr.	Moy.	Extr.	Moy.	Extr.	Moy.	Extr.	Moy.	Moy.	E. S.
9	1 — 1	43	1 — 3	1,12	20 — 21	20,94					40,0	$\pm 0,14$
	1 — 2	43	1 — 3	1,12	18 — 21	20,78			0 — 1	0,08	40,4	$\pm 0,18$
	1 — 3	43	1 — 3	1,30	19 — 21	20,80	0 — 1	0,03			40,1	$\pm 0,33$
	1 — 4	43	1 — 3	1,14	19 — 21	20,82	0 — 1	0,02	0 — 1	0,04	40,2	$\pm 0,21$
	1 — 5	44	0 — 6	1,76	19 — 22	21,12					39,1	$\pm 0,34$
	1 — 6	44	0 — 2	0,16	20 — 22	21,88			0 — 1	0,02	41,5	$\pm 0,29$
17	1 — 1	44	1 — 6	2,54	18 — 21	20,58	0 — 1	0,02	0 — 1	0,06	40,0	$\pm 0,23$
	1 — 2	43	1 — 3	1,24	19 — 21	20,84			0 — 1	0,02	39,6	$\pm 0,31$
	1 — 4	43	1 — 3	1,28	19 — 21	20,82			0 — 1	0,02	40,4	$\pm 0,21$
	1 — 6	42	0 — 4	0,24	17 — 21	20,44			0 — 2	0,22	39,1	$\pm 0,23$

à-vis d'un autre caractère également hérité du parent *Agropyron*, une forte pilosité de la face supérieure des limbes ; la résistance à la Rouille brune et la pilosité des limbes sont toujours associées. Aucune des lignées n'est fixée pour aucun de ces caractères. L'analyse cytogénétique révèle des différences entre plantes dans les nombres $2n$ qui sont de 42, 43 ou 44, et dans les comportements méiotiques où nous avons distingué quatre types : $2I_{II}$, $2I_{II} + I_I$, $2I_{II} + 2_I$ et 22_{II} (cf. tabl. 6). Sur un échantillon analysé à la génération F_4 , nous avons pu distinguer les catégories suivantes :

- Plantes à limbes velus, résistantes à la Rouille brune et à la Rouille noire :

$$\times 2n = 44 (2I_{II} + 2I \text{ à la } M_I).$$

- Plantes à limbes glabres, sensibles à la Rouille brune
— résistantes à la Rouille noire :

$$\times 2n = 43 (2I_{II} + I \text{ à la } M_I);$$

$$\times 2n = 44 (2I_{II} \text{ à la } M_I);$$

— sensibles à la Rouille noire (identiques à *Vilmorin 27*) :

$$\times 2n = 42 (2I_{II} \text{ à la } M_I).$$

Les trois caractères de l'*Agropyron* ne sont associés que chez les plantes ayant conservé deux chromosomes additionnels qui ne s'apparient pas, et qui sont morphologiquement différents : l'un est un grand chromosome à centromère médian, l'autre est plus petit, avec un centromère submédian.

TABLEAU 8

Comportement à la M_I , des plantes R_3 à $2n = 42$
(50 cellules-mères du pollen analysées pour chaque plante)

Généalogie	Nombre de plantes analysées	I		II	
		Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne
<i>Vilmorin 27</i>	6	0 — 4	0,11	19 — 21	20,95
Descendance R_3	36	0 — 4	0,16	18 — 21	20,92*
F_1 Descend. $R_3 \times \textit{Vilm. 27}$	22	0 — 4	0,16	19 — 21	20,91*

* 2 cellules avec 1 IV

Dans les descendance, en autofécondation, de telles plantes ($2I_{II} + 2I$ à la M_I) nous avons pu obtenir deux lignées d'addition stables ; le résultat de ces analyses est résumé dans le tableau 7. Toutes les classes théoriquement possibles sauf une ($2n = 46$, 23 bivalents à la M_I) ont été isolées, et nous allons présenter les caractéristiques de chacune d'entre elles (1).

a) Plantes à $2n = 42$ (classe 9).

Ces plantes apparaissent avec une fréquence faible (6 plantes sur 110). Elles sont en tout point semblables à *Vilmorin 27*, en particulier pour les caractères mor-

(1) Nous avons en outre obtenu une série de plantes aberrantes : les unes résultant de la disjonction anormale de chromosomes habituellement associés (classes 7 et 8), sont monosomiques ou trisomiques ; les autres présentent des remaniements (classes 4, 6, 15, 16, 17) ; les chromosomes remaniés sont des télocentriques ou des isochromosomes, dont l'étude sera détaillée dans une publication ultérieure.

Disjonction: observées dans les descendance des plantes
h indique la présence d'une association hétéromorphe (bivalent ou trivalent) le chr
t désigne un chromosome tél

	Effectif semé	Effectif analysé	Analyse des descendance d						
			velues — résistantes à Rouille brune						
			sensibles à Rouille noire		résistantes à Rouille noire				
			43	44	44		45		
			21 _{II} + 1 _I	22 _{II}	21 _{II} + 2 _I	20 _{II} + 1 _h _{II} + 2 _I	22 _{II} + 1 _I	21 _{II} + 1 _h _{II} + 1 _I	20 _{II} + 1 _{III} + 2 _I
Numéros des classes			1	2 (TAF ₁)	3	4	5	6	7
Analyse de la descendance en auto- fécondation des plantes F ₄ de R ₃ résistantes à la fois à la Rouille brune et à la Rouille noire (plantes à 2n = 44 avec 21 bivalents + 2 univalents à la M _I)	123	110	4	1	10	1	4	1	1
Analyse de la descendance en auto- fécondation des plantes F ₅ de R ₃ appartenant à la classe 1 (2n = 43, 21 bivalents + 1 univalent à la M _I)	49	49	8	2					
Analyse de la descendance en auto- fécondation des plantes F ₁ (V. 27 × TAF1) (2n = 43, 21 bivalents + 1 univalent à la M _I)	100	99	27	1					
Analyse de la descendance en auto- fécondation des plantes F ₆ de R ₃ appartenant à la catégorie 13 (2n = 43, 21 bivalents + 1 univalent à la M _I)	53	43							
Analyse de la descendance en auto- fécondation des plantes F ₁ (V. 27 × TAF2) (2n = 43, 21 bivalents + 1 univalent à la M _I)	91	91							

AU 7

$n = 44 (21_{II} + 2_I)$ ou à $2n = 43 (21_{II} + 1_I)$
le chromosome remanié est soit un chromosome télacentrique, soit un isochromosome ;
centrique ; i un isochromosome

différentes catégories de plantes possédant des caractères de résistance aux rouilles										
glabres — sensibles à Rouille brune										
sensibles à Rouille noire					résistantes à Rouille noire					
41	42	43			43	44				
$20_{II} + 1_I$	21_{II}	$20_{II} + 1_{III}$	$20_{II} + 1_{h_{III}}$	$21_{II} + 1_I$	$21_{II} + 1_I$	22_{II}	$21_{II} + 1_{h_{II}}$	$21_{II} + 1_I$	$21_{II} + 1_{i_I}$	$20_{II} + 1_{III} + 1_I$
8	9	10	11	12	13	$14 (TAF_2)$	15	16	17	18
1	6	0	0	0	65	13	1	1	1	
	28	1	1	9						
1	64			6						
	5				31	7				
	12				58	20				1

phologiques du feuillage et de l'épi et pour la sensibilité aux Rouilles. Elles forment régulièrement 21 bivalents à la M_1 ; elles sont chromosomiquement stables et se comportent comme la lignée pure *Vilmorin 27*. Nous les avons croisées avec *Vilmorin 27*, et la F_1 obtenue est identique à ses deux parents (cf. tabl. 8).

b) Plantes à $2n = 43$

Les classes 1 et 13 ont à peu près le même comportement méiotique (environ 21_{II} et 1_I à la M_1 , cf. tabl. 9), mais elles diffèrent par la pilosité des limbes, la résistance aux Rouilles, et aussi par la morphologie du chromosome additionnel : mis à part ces caractères, ces plantes ne diffèrent guère de *Vilmorin 27*, dont elles ont la vigueur et la fertilité. Elles sont évidemment chromosomiquement instables et l'on retrouve entre autres, dans leur descendance, des plantes à $2n = 42$, de type *Vilmorin 27*.

1. Les plantes de la classe 1, à *limbes velus*, sont résistantes à la Rouille brune, mais sensibles à la Rouille noire. Elles apparaissent avec une fréquence très faible (4 plantes sur 110). Le chromosome additionnel, toujours visible à la M_1 est petit avec un centromère submédian.

TABLEAU 9

Comportement à la M_1 , des diverses catégories de plantes à $2n = 43$ possédant des caractères de résistance aux Rouilles

— a — Plantes de la classe 1
— b — Plantes F_1 (*V. 27* × *TAF1*)
— c — Plantes de la classe 13
— d — Plantes F_1 (*V. 27* × *TAF2*) } cf. tableau 7

Phénotype		Nombre de plantes analysées	I		II		III		IV	
			Ext.	Moy.	Ext.	Moy.	Ext.	Moy.	Ext.	Moy.
Plantes à limbes velus, résistantes à Rouille brune et sensibles à Rouille noire	a	3	1 — 3	1,08	20 — 21	20,96				
	b	10	1 — 4	1,13	19 — 21	20,93			0 — 1	≠ 0
Plantes à limbes glabres, sensibles à Rouille brune et résistantes à Rouille Noire	c	52	1 — 7	1,23	18 — 21	20,85	0 — 1	≠ 0	0 — 1	0,02
	d	10	1 — 5	1,27	20 — 21	20,83			0 — 1	0,02

2. Les plantes de la classe 13, à *limbes glabres*, sont sensibles à la Rouille brune, mais résistantes à la Rouille noire. Elles apparaissent avec une fréquence très élevée (65 plantes sur 110). Le chromosome additionnel, toujours visible à la M_1 est grand, avec un centromère médian.

c) Plantes à $2n = 44$ (classes 2, 3, 14).

Elles se répartissent en trois classes : l'une hétérozygote résistante aux deux Rouilles mais instable ; les deux autres homozygotes, stables mais résistantes à une seule Rouille.

1. Les plantes hétérozygotes (classe 3) ont des *limbes velus et sont résistantes à la Rouille brune et à la Rouille noire*. Elles apparaissent avec une fréquence assez faible : 10 plantes sur 110. Mis à part ces caractères, elles sont assez proches de *Vilmorin 27* dont elles ont à peu près la vigueur et la fertilité. Elles sont du même type que la plante-mère : elles ont le même comportement méiotique (21 bivalents + 2 univalents à la M_1) (cf. tabl. 10 et 12) ; elles présentent le même type de disjonction.

TABLEAU 10

Comportement, à la M_1 des divers types de plantes à $2n = 44$ isolées dans la descendance de plantes R_3 à $2n = 44$ ($21_{II} + 2_I$)

(50 cellules-mères du pollen analysées pour chaque plante)

Phénotype	I		II		III		IV	
	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne
Plantes à limbes velus résistantes à Rouille brune et à Rouille noire hétérozygotes	1 — 4	2,34	18 — 21	20,76	0 — 1	0,02	0 — 1	0,02
	2 — 4	2,08	20 — 21	20,96		0		0
	2 — 4	2,12	19 — 21	20,90		0	0 — 1	0,02
	2 — 6	2,26	19 — 21	20,84	0 — 1	0,02		0
	2 — 4	2,10	19 — 21	20,92	0 — 1	0,02		0
	2 — 6	2,12	19 — 21	20,94		0		0
	2 — 4	2,08	19 — 21	20,88		0	0 — 1	0,04
	2	2,00	21	21,00		0		0
	2 — 4	2,04	20 — 21	20,98		0		0
	2 — 4	2,16	19 — 21	20,88		0	0 — 1	0,02
TAF 1 Plantes à limbes velus résistantes à R. brune, sensibles à R. noire	0 — 4	0,16	20 — 22	21,92		0		0
TAF 2 Plantes à limbes glabres, résistantes à Rouille noire, sensibles à Rouille brune	0 — 2	0,30	20 — 22	21,82	0 — 1	0,02		0
	0 — 2	0,24	21 — 22	21,88		0		0
	0 — 4	1,00	18 — 22	21,38		0	0 — 2	0,06
	0 — 2	0,06	20 — 22	21,90	0 — 1	0,02	0 — 1	0,02
	0 — 2	0,44	21 — 22	21,78		0		0
	0 — 2	0,25	20 — 22	21,53		0	0 — 1	0,17
	0 — 2	0,42	20 — 22	21,76	0 — 1	0,02		0
	0 — 2	0,32	20 — 22	21,80		0	0 — 1	0,02
	0 — 4	0,56	19 — 22	21,68		0	0 — 1	0,02
	0 — 4	0,60	20 — 22	21,70		0		0
	0 — 2	0,20	21 — 22	21,90		0		0
	0 — 2	0,08	21 — 22	21,96		0		0
	0 — 2	0,32	21 — 22	21,84		0		0

2. Les plantes homozygotes appartenant à la classe 2 ont des *limbes velus et sont résistantes à la Rouille brune, mais sensibles à la Rouille noire*. Elles apparaissent avec une fréquence extrêmement faible : (1 plante sur 110). Elles forment assez régulièrement 22 bivalents à la M_1 (cf. tabl. 10), et peuvent être considérées comme chromosomiquement stables (cf. tabl. 11 et 12) : elles constituent notre lignée d'addition TAF 1, que nous avons également isolée dans la descendance de plantes de la classe 1 ($2n = 43$) (cf. tabl. 7).

3. Les plantes homozygotes appartenant à la classe 14 ont des *limbes glabres et sont sensibles à la Rouille brune mais résistantes à la Rouille noire*. Elles apparaissent avec une fréquence assez faible (13 plantes sur 110). Elles forment assez régulièrement 22 bivalents à la M_1 (cf. tabl. 10), et peuvent être considérées comme chromosomiquement stables (cf. tabl. 11 et 12) : elles constituent notre lignée d'addition *TAF 2*, que nous avons également isolée dans la descendance de plantes de la classe 13 ($2n = 43$) (cf. tabl. 7).

TAF 1 et *TAF 2* se comportent comme des lignées pures. En croisement avec *Vilmorin 27*, elles produisent des F_1 chez lesquelles nous avons toujours observé 21 bivalents + 1 univalent à la M_1 et qui sont en tout point identiques aux plantes des classes 1 et 13. Du point de vue morphologique, *TAF 1* et *TAF 2* sont assez différentes l'une de l'autre et moins proches du Blé *Vilmorin 27* que les types d'addition monosomiques correspondants. Elles accusent aussi, par rapport à *Vilmorin 27*, une baisse de vigueur et de rendement ; leurs caractéristiques seront précisées dans une publication ultérieure.

TABLEAU II
Stabilité des lignées d'addition disomiques
TAF₁ et TAF₂

Généalogie	<i>TAF 1</i>				<i>TAF 2</i>		
	Nombres somatiques			Effectif analysé	Nombres somatiques		Effectif analysé
	43	44	45		43	44	
F_6 de R_3	0	23*	0	23	0	23	23
F_7 de R_3	1	18	0	19	0	58	59**
F_8 de R_3	0	11	0	11	0	25	25
F_9 de R_3	0	26	1	27	0	36	36
F_{10} de R_3	3	23	3	29	1	29	30
Effectifs totaux	4	101	4	109	1	171	173

* une plante avec un hétérobivalent.

** une plante haploïde $2n = 22$, totalement stérile.

d) Plantes à $2n = 45$

Elles apparaissent avec une fréquence faible (4 plantes sur 110), *ont les limbes velus et sont résistantes à la Rouille brune et à la Rouille noire*. Elles sont peu fertiles et peu vigoureuses, elles sont chromosomiquement instables et leur descendance est un mélange de plantes à $2n = 44$ ou 45.

Il apparaît donc que les plantes à $2n = 44$ résistantes à la fois à la Rouille brune et à la Rouille noire possédaient :

— le génome inchangé de *Vilmorin 27*, que nous retrouvons identique à lui-même dans leur descendance : il ne semble pas y avoir eu d'échange entre les deux espèces ;

— deux chromosomes additionnels venant de l'*Agropyron*, l'un apportant à la fois la résistance à la Rouille brune et la pilosité des limbes, l'autre la résistance

TABLEAU I2

Comportement à la M_I , des lignées d'addition disomiques TAF 1 et TAF 2, à partir de la F_6 de R_3
(50 cellules-mères du pollen analysées pour chaque plante)

Généalogie	Nombre de plantes analysées	I		II		III		IV	
		Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne
TAF 1									
F ₆ de R ₃	8	0 — 4	0,17	20 — 22	21,91				
F ₇ de R ₃	10	0 — 4	0,17	20 — 22	21,91			0 — 1	≠ 0
F ₈ de R ₃	11	0 — 4	0,29	20 — 22	21,85	0 — 1	≠ 0		
F ₉ de R ₃	18	0 — 6	0,19	19 — 22	21,85	0 — 1	≠ 0	0 — 1	0,03
F ₁₀ de R ₃	8	0 — 4	0,16	20 — 22	21,92			0 — 1	≠ 0
TAF 2									
F ₆ de R ₃	12	0 — 4	0,21	19 — 21	21,87	0 — 1	≠ 0	0 — 1	0,01
F ₇ de R ₃	18	0 — 6	0,32	19 — 22	21,79	0 — 1	≠ 0	0 — 1	0,02
F ₈ de R ₃	18	0 — 4	0,33	19 — 22	21,79	0 — 1	≠ 0	0 — 1	0,02
F ₉ de R ₃	17	0 — 4	0,33	19 — 22	21,81	0 — 1	≠ 0	0 — 1	0,01
F ₁₀ de R ₃	9	0 — 6	0,51	18 — 22	21,73	0 — 1	≠ 0	0 — 1	0,01

à la Rouille noire ; nous avons pu isoler les deux lignées d'addition disomiques stables ($2n = 44$) correspondantes, *TAF 1* et *TAF 2*. Ces lignées sont moins vigoureuses que le Blé, alors que l'addition à l'état monosomique ($2n = 43$) semble beaucoup mieux supportée. Nous n'avons pas pu obtenir de lignée fixée possédant à la fois les résistances aux deux Rouilles.

IV. — DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Rappelons d'abord que nous avons travaillé à partir d'une seule lignée pure de Blé et d'un seul gamète d'*Agropyron intermedium*, et que, dès la F_1 , nous avons procédé à deux ou trois recroisements successifs avec le Blé : c'est la seule méthode qui nous ait donné assez vite des descendance fertiles. Nous avons finalement obtenu trois lignées stables et autogames : un amphiploïde partiel (*TAF 46*, $2n = 56$, dont 42 du Blé) et deux lignées d'addition (*TAF 1* et *TAF 2*, $2n = 44$ dont 42 du Blé). *TAF 46* est très résistante à la plupart des parasites du Blé, et en particulier aux Rouilles jaune, brune et noire ; *TAF 1* est résistante à la Rouille brune et *TAF 2* à la Rouille noire.

a) Nous n'avons observé aucune plante issue de recombinaison entre un chromosome de Blé et un chromosome d'*Agropyron*. C'est là un résultat en partie lié à la méthode de sélection utilisée, et il n'infirme pas l'hypothèse d'une très faible homologie entre les deux espèces : en effet, notre matériel dérive d'un seul gamète F_1 ; de plus, dans les générations ultérieures, la présence à l'état diploïde de tous les chromosomes du Blé limitait les chances d'échanges avec l'*Agropyron*, dont les chromosomes étaient éliminés progressivement par les recroisements avec le Blé. Cependant, le fait qu'on retrouve *Vilmorin 27* intact au bout de huit générations à l'état d'hybride interspécifique est assez remarquable.

b) Les plantes viables dérivant des recroisements avec le Blé sont celles qui possèdent le jeu complet ($2n = 42$) des chromosomes du Blé : là non plus, cela n'exclut pas que telle paire de chromosomes de Blé ne puisse pas être remplacée par telle paire de chromosomes de l'*Agropyron* ; mais le phénomène est certainement rare avec les méthodes de sélection que nous avons utilisées.

c) L'addition au Blé de chromosomes d'*Agropyron* à l'état haploïde est bien supportée (quant à la vigueur générale et à la fertilité) pour des nombres très variés de chromosomes additionnels : de 1 jusqu'à 21, avec de nombreux intermédiaires aneuploïdes en particulier 2, 4, et 12. Bien entendu, ni la vigueur ni la fertilité ne se retrouvent systématiquement dans la descendance de ces plantes.

d) L'addition au Blé de chromosomes entiers d'*Agropyron* à l'état disomique est moins libre : les seules lignées viables que nous ayons obtenues sont des octoploïdes à $2n = 56$ (7 paires additionnelles), et des formes à $2n = 44$ (1 seule paire additionnelle) ; d'ailleurs, certaines paires de chromosomes d'*Agropyron* sont plus difficiles que d'autres à ajouter au Blé : dans la descendance autofécondée des monosomiques ($2n = 43$) correspondants, *TAF 1* apparaît avec une fréquence de l'ordre de 2 p. 100, beaucoup plus faible que pour *TAF 2* (environ 20 p. 100).

f) Dans ces deux cas, l'addition d'un seul chromosome d'*Agropyron* au Blé ne semble guère diminuer vigueur et fertilité ; alors que l'addition de la paire corres-

pondante provoque un net effet dépressif. Quant aux deux caractères de résistance (à la Rouille brune pour *TAF 1* et à la Rouille noire pour *TAF 2*), ils se manifestent parfaitement à l'état monosomique : d'ailleurs, du fait de la méthode de sélection utilisée, les caractères apportés par l'*Agropyron* n'ont été soumis à sélection dans les premières générations que s'ils possédaient cette caractéristique.

De ces faits, nous pouvons tirer quelques conséquences en matière de sélection :

a) A partir d'une F_1 (*Triticum* $\times$ *Agropyron*), dont les rares gamètes viables sont généralement des gamètes femelles non réduits, deux recroisements successifs par le Blé permettent d'obtenir un matériel très hétérogène et très peu fertile. Si l'on peut conduire pendant quelques générations et sur des effectifs très abondants une sélection sévère à la fois pour la fertilité et pour un ensemble de caractères de l'*Agropyron*, un contrôle cytogénétique de la méiose permettra ensuite de stabiliser plus rapidement des amphidiploïdes partiels à $2n = 56$. Ces derniers possèdent le stock diploïde complet du Blé avec en addition un nouveau génome issu de l'*Agropyron*.

En vue d'améliorer les Blés, ce nouveau génome représente un stock génétique sans doute plus facile à exploiter que l'*Agropyron* lui-même, parce que sélectionné à la fois pour la tolérance à l'homozygotie et pour l'équilibre avec les génomes du Blé ; si l'intérêt direct de ces amphidiploïdes partiels est douteux, ils constituent une très bonne base de départ et c'est à leur niveau que pourrait se situer la sélection des *Agropyron*, si peu avancée actuellement.

b) Avec un troisième recroisement, fait immédiatement après le second et suivi d'une sélection à la fois pour la fertilité et pour certains caractères de l'*Agropyron*, nous sommes parvenu à des types morphologiquement voisins du Blé ; mais on ne peut guère espérer fixer ainsi que les caractères déterminés par un seul des chromosomes de l'*Agropyron*. Les lignées d'addition disomiques ($2n = 44$) que nous avons obtenues ainsi en sélectionnant pour la résistance à des Rouilles sont beaucoup moins mauvaises du point de vue agronomique que les amphidiploïdes partiels mais elles sont moins productives que le Blé et elles ne peuvent guère être considérées que comme une base de départ.

g) A partir des amphidiploïdes partiels à $2n = 56$, dont nous avons déjà parlé, deux recroisements successifs par le Blé permettront d'obtenir également des lignées d'addition disomiques, d'une façon moins aléatoire et plus rapide.

h) Même si elles n'ont pas d'intérêt agronomique direct, celles des lignées d'addition qui possèdent un caractère intéressant venu de l'*Agropyron* constituent un matériel de départ : par exemple, on peut chercher :

- à mettre au point un génotype de Blé qui s'accommode mieux du chromosome additionnel ;
- à éliminer le bras « inutile » de ce chromosome ;
- à substituer ce chromosome à un chromosome de Blé ;
- à intégrer au génome du Blé par translocation le fragment utile du chromosome d'*Agropyron*.

Enfin, l'invention des Blés hybrides permettra peut-être d'utiliser les chromosomes additionnels d'*Agropyron* à l'état monosomique, dont nous avons vu qu'il était mieux supporté par le Blé.

Reçu pour publication en mars 1966.

SUMMARY

CYTOGENETIC STUDY OF THE MATERIAL RESULTING FROM A CROSS
BETWEEN « TRITICUM AESTIVUM » AND « AGROPYRON INTERMEDIUM »

I. CREATION OF STABLE ADDITION LINES

An account is given of the evolution of the progenies of a F_1 hybrid (*Triticum aestivum* variety *Vilmorin 27* $\times$ *Agropyron intermedium*) backcrossed twice (R_2) or three times (R_3) with *Vilmorin 27*, with selection being made for resistance (carried by *Agropyron*) to the yellow, brown and stem rusts which are common in France. Various addition types have been obtained which are stable and fixed for certain of these resistances.

TAF 46, a partial amphidiploid ($2n = 56$, full complement of wheat chromosomes with 7 pairs of additional chromosomes from *Agropyron*) has been isolated in F_5 of R_2 . It is resistant to numerous parasites, notably brown, yellow and stem rusts, but it is very different from wheat and probably of little economic value.

Two disomic addition lines ($2n = 44$, full complement of wheat chromosomes with one pair of chromosomes from *Agropyron*) were isolated from the R_3 progenies (F_5 of R_3): *TAF 1*, resistant to brown rust, and *TAF 2*, resistant to stem rust. Although they have the general wheat phenotype, these two lines are a little less vigorous than *Vilmorin 27*. The genes which confer resistance are carried by the additional chromosomes, and the resistance is shown equally well in the monosomic state ($2n = 42 + 1$). Moreover, the monosomic types are more vigorous than the corresponding disomic types.

The methods recommended for obtaining such addition lines are discussed, together with the prospects for their use in the improvement of wheat.

ZUSAMMENFASSUNG

CYTOGENETISCHE UNTERSUCHUNG DER EVOLUTION DES AUS KREUZUNGEN ZWISCHEN
« TRITICUM AESTIVUM » UND « AGROPYRON INTERMEDIUM » ABSTAMMENDEN MATERIALS

I. ZÜCHTUNG VON STABILEN ADDITIONSTYPEN

In diesem Aufsatz berichtet die Verfasserin über die Evolution der Nachkommenschaft eines entweder zweimal (Nachkommenschaft R_2) oder dreimal (Nachkommenschaft R_3) durch *Vilmorin 27* wiedergekreuzten Hybrides F_2 (*Triticum aestivum*, Sorte *Vilmorin 27* $\times$ *Agropyron intermedium*) mit Züchtung für die dem *Agropyron* eigene Widerstandsfähigkeit gegen die in Frankreich üblichen Rassen von Gelb, Braun und Schwarzrost. Schliesslich wurden verschiedene chromosomisch stabile Additionstypen mit bestimmten Widerstandsfähigkeiten gezüchtet.

TAF 46, ein partielles Amphidiploid ($2n = 56$, davon der ganze Diploid-Bestand des Weizens und 7 zusätzliche aus dem *Agropyron* stammende Chromosomenpaare) wurde in F_5 aus R_2 isoliert. Er ist gegen zahlreiche Schädlinge widerstandsfähig, namentlich gegen Braun, Gelb und Schwarzrost ist aber sehr verschieden von Weizen und bietet als Getreide kein Interesse.

Zwei disomische Additionslinien ($2n = 44$, davon der ganze Diploid-Bestand des Weizens und ein Chromosomenpaar des *Agropyrons*) wurden in den Nachkommenschaften R_3 isoliert: *TAF 1*, widerstandsfähig gegen Braunrost, und *TAF 2*, widerstandsfähig gegen Schwarzrost. Obwohl diese zwei Additionslinien dem allgemeinen Weizenstypus gleichen, sind die etwas weniger kräftig als *Vilmorin 27*. Die Gene, die die Widerstandsfähigkeit bedingen, sind durch die zusätzlichen Chromosome getragen, und die Widerstandsfähigkeit zeigt sich auch im monosomischen Zustand ($2n = 42 + 1$). Im Uebrigen sind die monosomischen Additionstypen kräftiger als die entsprechenden disomischen Additionslinien.

Abschliessend, werden die zu empfehlenden Züchtungsmethoden für solche Additionslinien diskutiert und die Aussichten ihrer Verwendung zwecks Verbesserung des Weizens untersucht.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BAKSHI J. S., SCHLEHUBER A. M., 1959. Identification of a substituted chromosome pair in a *Triticum-Agropyron* Line. *Proc. Okla. Acad. Sci.*, **39**, 16-21.
- BEVER W. M., 1959. Wheat-*Agropyron* hybrids a possible source of resistance to loose smut. *Ill. Res.* **1**, 18 (in *P. B. A.*, **30**, 1937).
- CAUDERON Y., 1958. Étude cytogénétique des *Agropyrum* français et de leurs hybrides avec les Blés. *Ann. Amélior. Plantes*, **8**, 389-567.
- CAUDERON Y., 1962. Étude cytogénétique du genre *Agropyrum*. *Rev. Cytol. Biol. vég.*, **25**, 287-301.
- CAUDERON Y., 1963. Genome analysis in the genus *Agropyron*. S^d Symposium Int. sur la génétique du Blé (in *Hereditas* sous presse).
- CAUDERON Y., 1964. *Rapport d'activité de la Station d'Amélioration des Plantes de Clermont-Ferrand pour la période 1960-1963*.
- CAUDERON Y., 1965. Analyse cytogénétique d'hybrides entre *Helianthus tuberosus* et *H. annuus*; conséquences en matière de sélection. *Ann. Amélior. Plantes*, **15**, 243-261.
- ELLIOTT F. C., 1957. X-ray induced translocation of *Agropyron* stem rust resistance to common Wheat. *J. Heredity*, **48**, 77-81.
- ELLIOTT F. C., 1959. Further information on an X-ray induced translocation of *Agropyron* stem rust resistance to common Wheat. *Wheat Inform. Serv.*, **9-10**, 26-27.
- HEYNE E. G., JOHNSTON C. O., 1956. Fuentes de resistencia a la roya en trigos de invierno. Informe de la Tercera confer... Mexico, 1956. (in *P. B. A.*, **28**, 2805).
- JENKINS B. C., 1957. The addition of an *Agropyron* genome to the common Wheat variety *Chinese Spring*. *Wheat Inf. Serv.*, **5**, 14.
- KNOTT D. R., 1959. The effect on Wheat of an *Agropyron* chromosome carrying rust resistance. *C. R. X^e Congr. Gen.*, McGill Univ. Mont. Canada, **2**, 148.
- KNOTT D. R., 1961. The inheritance of rust resistance. VI. The transfer of stem rust resistance from *Agropyron elongatum* to common Wheat. *Canad. J. Plant Sci.*, **41**, 109-123.
- KNOTT D. R., 1964. The effect on Wheat of an *Agropyron* chromosome carrying rust resistance. *Canad. J. Gen. Cytol.*, **6**, 500-507.
- KONZAK C. F., HEINER R. E., 1959. Progress in the transfer of resistance to bunt (*Tilletia caries* and *T. faetida*) from *Agropyron* to Wheat. *Wheat Inform. Serv.*, **9-10**, 31.
- LARTER E. N., ELLIOTT F. C., 1956. An evaluation of different ionizing radiations for possible use in the genetic transfer of bunt resistance from *Agropyron* to Wheat. *Canad. J. Bot.*, **34**, 817-823.
- LUBIMOVA V. F., 1963. (On the genetic relation of perennial Wheat, *Triticum agropyroticum* CICIN and common Wheat *T. vulgare* HOST) (russe, rés. angl.). In *Hybrids of remote crossings and polyploids*. U. S. S. R. Acad. Sci., Moscow, 60-74.
- MARSHALL H. G., SCHMIDT J. W., 1954. A study of the meiotic stability of certain *Agrotricum* hybrids. *Agron. J.*, **46**, 383-388.
- OHLENDORF A., 1952. Zytologische Untersuchungen an Weizen-Quecken Bastarden. *Der Züchter*, **22**, 34-58.
- OHLENDORF A., 1955. Weitere cytologische Untersuchungen an Weizen-Quecken Bastarden. *Der Züchter*, **25**, 331-351.
- RILEY R., KEMPANNA C., 1963. The Homoeologous nature of the non-homologous meiotic pairing in *Triticum aestivum* deficient for chromosome V (5 B). *Heredity*, **18**, 287-306.
- SCHLEHUBER A. M., SEBESTA E. E., 1959. Progress in Wheat-grass breeding. *Proc. Okla. Acad. Sci.*, 1958, **39**, 6-16.
- SCHMIDT J. W., HEYNE E. G., JOHNSTON C. O., HANSING E. D., 1953. Progress of *Agrotricum* breeding in Kansas. *Trans. Kans. Acad. Sci.*, **56**, 29-45.
- SCHMIDT J. W., SILL W. H. jr, FELLOWS H., 1956. Range of reactions to Wheat streak mosaic virus in hybrids derived from *Triticum vulgare* × *Agropyron elongatum*. *Agron. J.*, **48**, 371-373.
- SEBESTA E. E., 1963. Wheat viruses and their control. S^d Symposium Int. sur la génétique du Blé. *Hereditas* (sous presse).
- SEBESTA E. E., YOUNG H. C. jr, SCHLEHUBER A. M., 1963. A cytogenetic study of a 42 chromosome Wheat × *Agropyron* derivative. *Assoc. S. Agro. Workers Inc Annu. convent. proc.*, **60**, 76-77 (in *P. B. A.*, **34**, 5268).
- SHEBESKI L. H., WU Y. S., 1952. Inheritance in Wheat of stem rust resistance derived from *Agropyron elongatum*. *Sci. Agric.*, **32**, 26-35.
- SWARUP U., MCCracken E. V., WEBSTER H. S., SCHMIDT J. W., 1956. A cytogenetical analysis of reactions to Wheat streak mosaic virus in certain *Agrotricum* hybrids. *Agron. J.*, **48**, 374-378.
- TSITSIN N. V., 1963 a. (On form and species formation) (russe rés. angl.) in *Hybrids of remote crossings and polyploids*. U. S. S. R. Acad. Sciences, Moscow, 5-24.

- TSITSIN N. V., 1963 *b*. (New species and new varieties of Wheats) (russe rés. anglais) in Hybrids of remote crossings and polyploids. *U. S. S. R. Acad. Sciences*, Moscow, 25-30.
- TSITSIN N. V., 1963 *c*. (Grain-fodder wheat-couch grass hybrid) (russe, rés. angls.) in Hybrids of remote crossings and polyploids. *U. S. S. R. Acad. Sciences*, Moscow, 31-36.
- TSITSIN N. V., LUBIMOVA V. F., 1963 *a*. (On the formation of 56 chromosome Wheat) (russe rés. angls.) in Hybrids of remote crossings and polyploids. *U. S. S. R. Acad. Sciences*, Moscow, 49-59.
- TSITSIN N. V., LUBIMOVA V. F., KAZAKOVA V. S., 1963 *b*. (New perennial Wheats and their formation) (russe rés. angls.) in Hybrids of remote crossings and polyploids. *U. S. S. R. Acad. Sciences*, Moscow, 37-48.
- WATKINS A. E., 1930. The Wheat species : a critique. *J. Génét.*, **23**, 173-263.
- WIENHUES-OHLENDORF A., 1960. Die Ertragsleistung rostresistenter 44 und 42 chromosomiger Weizenquecken-Bastarde. *Der Züchter*, **30**, 194-202.
-

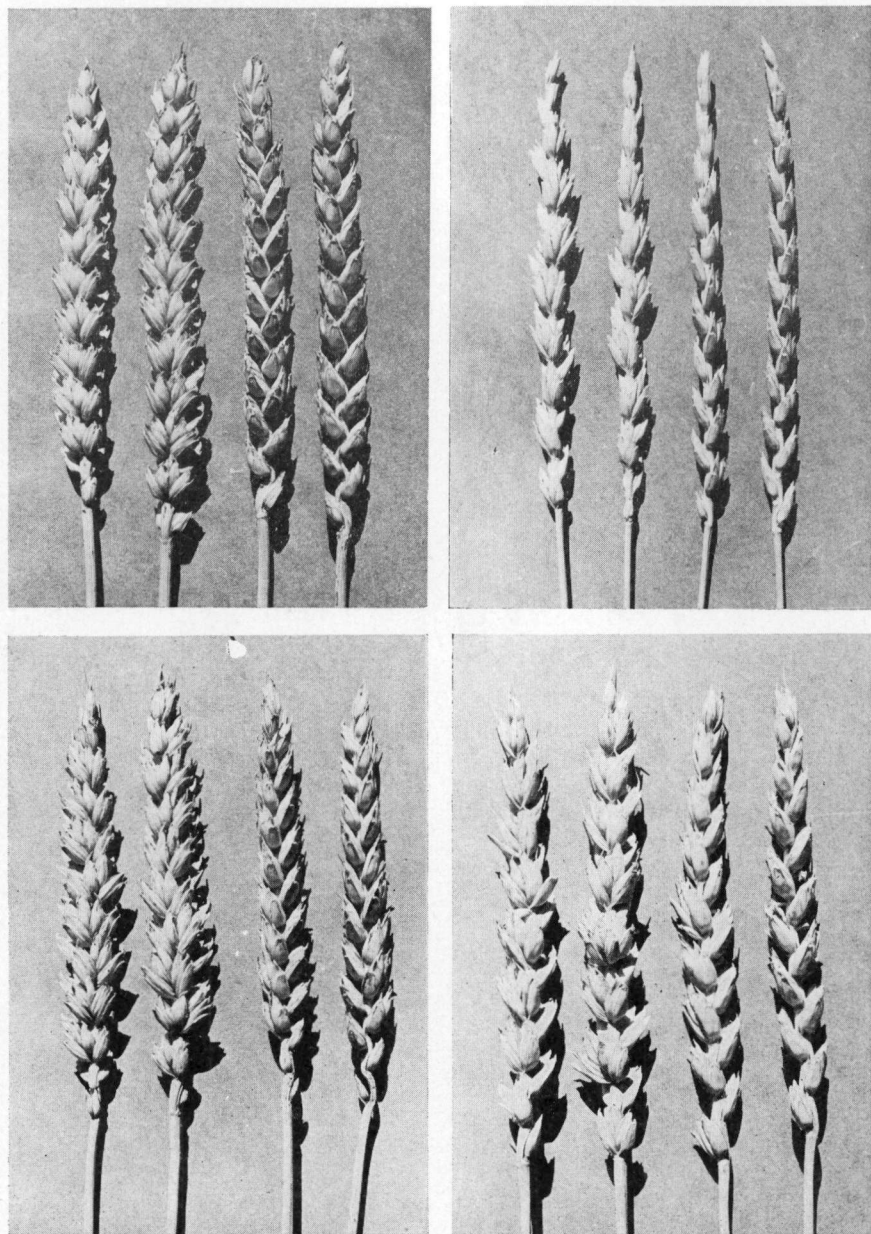


PLANCHE I. — *Epis de différents types d'addition (Triticum × Agropyron) et de la variété de Blé témoin.*

En haut, à gauche : *Triticum aestivum* ssp. *vulgare*, variété *Vilmorin 27*.

à droite : *TAF 46*. Amphidiploïde partiel, résistant aux Rouilles noire, brune et jaune.

En bas, à gauche : *TAF 1*. Lignée d'addition disomique résistante à la Rouille brune.

à droite : *TAF 2*. Lignée d'addition disomique résistante à la Rouille noire.

(*V. 27*, *TAF 1*, *TAF 2* env. $\times \frac{1}{2}$; *TAF 46* env. $\times \frac{2}{5}$)

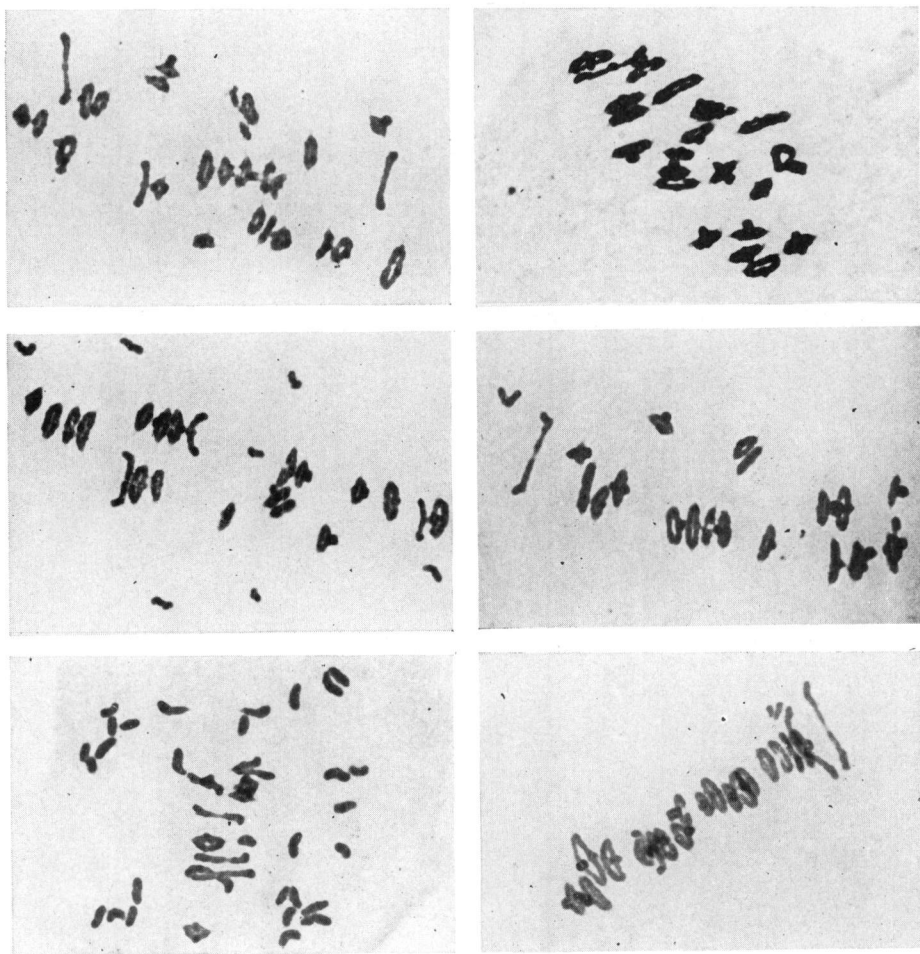


PLANCHE 2. — Métaphases réductionnelles (M_I)

De haut en bas, à gauche :

chez *TAF 46*, $2n = 56$, 28 bivalents dont 21 de *Vilmorin 27* et 7 d'*A. intermedium*.

chez la F_1 (*TAF 46* $\times$ *V. 27*), $2n = 49$, 21 bivalents et 7 univalents ; les univalents sont les chromosomes d'*Agropyron intermedium* responsables des résistances aux Rouilles.

De haut en bas, à droite :

chez *TAF 2*, $2n = 44$; 22 bivalents dont 21 de *Vilmorin 27* et 1 d'*A. intermedium*.

Chez la F_1 (*TAF 2* $\times$ *V. 27*), $2n = 43$; 21 bivalents et 1 univalent ; l'univalent à centromère médian est le chromosome d'*A. intermedium* responsable de la résistance à la Rouille noire.

Chez la F_1 (*TAF 1* $\times$ *V. 27*), $2n = 43$; 21 bivalents et 1 univalent ; l'univalent à centromère submédian est le chromosome d'*A. intermedium* responsable de la résistance à la Rouille brune.

LA XÉNIE, MANIFESTATION PRÉCOCE DE L'HÉTÉROSIS CHEZ LE CHATAIGNIER

G. SOLIGNAT

*Station d'Amélioration du Chataignier et du Noyer,
19-Malemort-sur-Corrèze*

SOMMAIRE

La grosseur des fruits obtenus sur un géniteur femelle varie avec l'origine des pollens utilisés : il s'agirait d'une xénie ⁽¹⁾ due à l'hétérosis. La grosseur des fruits obtenus avec un pollen n'est pas en corrélation directe avec le calibre de ceux récoltés sur le parent mâle.

L'action immédiate d'un pollen varie selon le géniteur femelle pollinisé et fécondé. Cependant, certains pollens montrent une aptitude plus générale à la combinaison pour le caractère « grosseur de fruit » sur le parent fécondé.

INTRODUCTION

La maladie du chancre du châtaignier provoquée par l'*Endothia parasitica* MURR. et AND., champignon parasite du système aérien de l'arbre, a entraîné la disparition quasi totale des châtaigneraies des États-Unis d'Amérique. Elle cause de graves dégâts dans celles d'Italie et en provoque actuellement de très importants dans celles de Suisse et de France. Pour notre pays tous les départements connus comme producteurs de fruits de bonne qualité, sont sérieusement atteints ; tels sont l'Ardèche, le Gard, l'Hérault, l'Aveyron, la Corrèze, le Lot, le Var.

Les études et recherches entreprises par la Station d'Amélioration du Châtaignier et du Noyer ont abouti à la sélection et à la production de clones présentant de bonnes qualités de résistance au chancre de l'écorce dans les conditions normales

⁽¹⁾ Nous adoptons ici la définition large du mot xénie (FOCKE, 1881 ; KNIGHT ; MAHESHWARI, CRANE et LAWRENCE,...).

de culture et de contamination naturelle. Mais, les fruits produits par ces clones n'ont que rarement les qualités de grosseur, apanage des variétés fruitières cultivées actuellement, comme *Bouche Rouge* de l'Ardèche, *Marron d'Olargues* de l'Hérault, *Marron de Collobrières* du Var, et autres.

En raison de l'hétérozygotie très forte du châtaignier, le mode de transmission du caractère « grosseur des fruits » qui est forcément polygénique, est actuellement totalement inconnu. Pour tenter de pallier cette absence de connaissance, des croisements systématiques entre géniteurs à gros et à petits fruits ont été entrepris dès 1961. C'est en étudiant les produits de ces croisements que l'on s'est rendu compte que la grosseur des fruits obtenus sur un géniteur femelle variait dans des proportions très sensibles selon le géniteur mâle utilisé. Les croisements ont été repris en 1962, puis 1963 et les observations faites sur les récoltes ont confirmé le fait.

BLARINGHEM (1919) avait signalé, sans donner de chiffres, des cas où la date de maturité et la grosseur des fruits variaient selon le pollen utilisé. Cependant ces conclusions n'étaient basées que sur un nombre réduit de fruits observés. MAC KAY et CRANE (1938) ont observé qu'un châtaignier japonais (*C. crenata*) produisait des fruits de deux calibres distincts quand deux pollens différents étaient utilisés. Ces deux auteurs assimilent cette influence immédiate du pollen à des cas de xénie.

HARRISON, en étudiant la dimension des graines de coton concluait que l'augmentation de grosseur des graines obtenues dans certains croisements était due à un phénomène d'hétérosis. JAYNES (1963) signale également que certains pollens peuvent entraîner la formation de fruits plus gros que d'autres. Il ajoute même que cette action peut se manifester dans la maturité des fruits, c'est-à-dire dans l'allongement ou le raccourcissement de la période calculée en nombre de jours depuis la date de pollinisation à la date de maturité complète des fruits. Par ailleurs, une action serait possible également sur la durée de la période de dormance des graines.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les croisements ayant servi de bases aux observations ont été effectués avec les géniteurs ayant les origines suivantes :

C. crenata : AW. 3, M. 26, M. 81.

C. mollissima : M. 75, Cw. I. 5.

C. sativa : *Sauvage des Cars Migoule*, *Sardonne*, *Sauvage des Cars Bernical*, *Bouche Rouge*, *Bouscasse*.

C. crenata x *C. sativa* : AW. 7, M. 2, M. 8, M. 15, M. 82, *Précoce Migoule*.

Les fleurs femelles réunies en glomérules sont généralement disposées en ligne par trois. On peut cependant rencontrer des glomérules de plus de trois fleurs ; certains types comme *P. 14* et *AW. 74*, (*C. crenata* x *C. sativa*), peuvent en présenter jusqu'à sept. Chaque fleur femelle comprend un ovaire infère, cloisonné radialement en compartiments dont le nombre est égal à celui des stigmates. Ces cloisons sont incomplètes vers le haut et forment des loges renfermant les ovules. Par fleur, plusieurs ovules peuvent être fécondés. Dans ce cas le fruit, à plusieurs graines, chacune étant normalement constituée, donne par semis plusieurs plants. Chez certaines variétés comme *Bourru de Juillac* de Corrèze, on compte souvent deux graines par fruit, quelques fois trois, voire même quatre. Aux fruits ne possédant qu'une graine on applique le nom de « marron » (fruit non cloisonné), réservant celui de « châtaigne » au fruit polysperme (fruit cloisonné).

Les fleurs femelles destinées à être pollinisées artificiellement sont isolées sous sac cellophane dès leur apparition. La pollinisation se fait à la main, par simple frottement sur les stigmates des chatons mâles fraîchement cueillis. Pour se garantir le maximum de fécondation possible, les polli-

nisations ont lieu lorsque tous les tigmates de toutes les fleurs femelles d'une même inflorescence sont bien développés. Ce stade a en effet été reconnu, au cours d'études précédentes, comme étant d'une part celui où les fleurs femelles étaient les plus réceptives et d'autre part celui où elles présentaient un optimum de fécondation possible (SCHAD *et al.*, 1963).

Après pollinisation, les fleurs femelles sont maintenues isolées sous sachet cellophane jusqu'à ce que les bogues soient bien développés et qu'il n'y ait plus de danger de pollinisation par un pollen étranger. Dans le courant du mois de juillet, les sachets cellophane sont retirés et remplacés par des sachets en toile métallique à mailles fines, permettant ainsi aux bogues de se développer dans des conditions analogues à celles laissées en pollinisation libre. A maturité, la déhiscence des bogues se fait naturellement, les châtaignes s'en échappent et tombent au fond du sachet métallique qui les retient. L'étiquette en zinc indiquant la nature du croisement, placée au moment de la pollinisation et introduite dans le sac métallique lors de la mise en place de ce dernier, identifie de façon certaine le croisement effectué et les châtaignes récoltées.

Les fruits ainsi obtenus, ramassés au fur et à mesure de leur maturité, sont pesés individuellement.

TABLEAU I

Nombre de châtaignes récoltées dans les croisements contrôlés

Année 1962									
Géniteurs femelles	Géniteurs mâles								Total
	<i>Précoce Migoule</i>	<i>M. 81</i>	<i>Ki</i>	<i>Cw. I. 5</i>	<i>M. 26</i>	<i>AW. 3</i>	<i>M. 75</i>	<i>AW. 7</i>	
<i>M. 26</i>	121	106	57	88					372
<i>Bouche Rouge</i>						107	238	20	365
<i>Sardonne</i>						39	41	17	97
<i>Précoce Migoule</i>						241	180		421
<i>M. 2</i>						141	108		249
<i>Sauvage des Cars</i> <i>Migoule</i>	76	127	213	173	72	238	56	83	1 038
<i>Bouscasse</i>						113	70		183
<i>Sauvage des Cars</i> <i>Bernical</i>	234	172	307	218	186	216	243	79	1 655
	431	405	577	479	258	1 095	936	199	4 380

Année 1963

Géniteurs femelles	Géniteurs mâles								Total
	<i>AW. 3</i>	<i>AW. 7</i>	<i>M. 75</i>	<i>M. 15</i>	<i>M. 26</i>	<i>M. 8</i>	<i>AW. 74</i>	<i>Ki</i>	
<i>Sauvage des Cars Migoule</i> ..	23	39	38	49	31	53		76	309
<i>Sauvage des Cars Bernical</i> ..	84	112	113	84	30	127		81	631
<i>Précoce Migoule</i>	28	52	85						165
<i>M. 8</i>	42	28	45	62					177
<i>Sardonne</i>		14	12	5			11		42
	177	245	293	200	61	180	11	157	1 324

RÉSULTATS OBTENUS

Le nombre des fruits obtenus dans les croisements contrôlés effectués en 1962 et en 1963 figurent au tableau 1. En 1963, comme en 1962 ils ont bien été effectués avec les géniteurs femelles *Bouche Rouge* et *Sardonne* (*C. sativa*), mais il n'y a pas eu de récolte utilisable.

TABLEAU 2

Poids moyen de 100 fruits (en grammes)

Année 1962

Géniteurs femelles	Géniteurs mâles	Poids moyen de 100 fruits $P_{100} = \bar{P} \pm 2 \frac{\sigma}{\sqrt{N}}$	Coefficient de variation en % $Cv = \frac{\sigma}{\bar{P}} \times 100$
<i>M. 26</i>	<i>Précoce Migoule</i>	1 219 $\pm$ 85	38,30
	<i>M. 81</i>	1 205 $\pm$ 88	37,40
	<i>Ki</i>	1 066 $\pm$ 113	39,95
	<i>Cw. I. 5</i>	932 $\pm$ 67	33,90
<i>Bouche Rouge</i>	<i>AW. 7</i>	1 198 $\pm$ 113	21,05
	<i>AW. 3</i>	996 $\pm$ 64	33,35
	<i>M. 75</i>	932 $\pm$ 34	28,55
<i>Sardonne</i>	<i>AW. 7</i>	1 347 $\pm$ 148	22,60
	<i>AW. 3</i>	1 101 $\pm$ 86	24,25
	<i>M. 75</i>	1 042 $\pm$ 59	18,25
<i>Précoce Migoule</i>	<i>AW. 3</i>	782 $\pm$ 37	36,55
	<i>M. 75</i>	721 $\pm$ 38	34,95
<i>M. 2</i>	<i>M. 75</i>	919 $\pm$ 64	36,00
	<i>AW. 3</i>	911 $\pm$ 51	32,95
<i>Bouscasse</i>	<i>AW. 3</i>	364 $\pm$ 25	37,10
	<i>M. 75</i>	353 $\pm$ 86	30,90
<i>Sauvage des Cars Migoule</i>	<i>M. 81</i>	495 $\pm$ 28	31,30
	<i>AW. 7</i>	474 $\pm$ 39	37,25
	<i>AW. 3</i>	472 $\pm$ 22	35,60
	<i>M. 75</i>	441 $\pm$ 52	43,75
	<i>M. 26</i>	434 $\pm$ 36	34,80
	<i>Cw. I. 5</i>	391 $\pm$ 27	46,05
	<i>Ki</i>	360 $\pm$ 17	33,90
	<i>Précoce Migoule</i>	341 $\pm$ 30	38,10
<i>Sauvage des Cars Bernical</i>	<i>AW. 7</i>	461 $\pm$ 32	31,25
	<i>AW. 3</i>	430 $\pm$ 25	37,20
	<i>M. 26</i>	397 $\pm$ 25	43,35
	<i>Précoce Migoule</i>	338 $\pm$ 17	34,45
	<i>Cw. I. 5</i>	377 $\pm$ 17	33,40
	<i>M. 75</i>	343 $\pm$ 18	39,95
	<i>Ki</i>	338 $\pm$ 14	37,55
	<i>M. 81</i>	310 $\pm$ 21	44,85

La pesée individuelle des fruits ramassés au fur et à mesure de leur maturité a permis d'établir le poids moyen de 100 fruits pour chacun des croisements effectués.

TABLEAU 3
Poids moyen de 100 fruits (en grammes)
Année 1963

Géniteurs femelles	Géniteurs mâles	Poids moyen de 100 fruits $P_{100} = \bar{P} \pm 2 \frac{\sigma}{\sqrt{N}}$	Coefficient de variation en % $Cv = \frac{\sigma}{\bar{P}} \times 100$
<i>Soupage des Cars Migoule</i>	M. 8	515 ± 55	30,05
	AW. 7	492 ± 65	41,25
	M. 26	470 ± 70	41,50
	Ki	457 ± 23	22,30
	M. 15	441 ± 37	29,00
	AW. 2	440 ± 50	31,80
	M. 75	372 ± 36	29,85
<i>Sauvage des Cars Bernical</i>	M. 26	657 ± 79	32,75
	AW. 3	555 ± 39	32,26
	M. 15	503 ± 38	34,40
	AW. 7	473 ± 27	30,00
	M. 8	470 ± 27	32,55
	Ki	453 ± 27	28,05
	M. 75	433 ± 25	30,70
<i>Précoce Migoule</i>	AW. 3	1575 ± 206	34,56
	AW. 7	1351 ± 111	29,53
	M. 75	1143 ± 84	33,85
M. 8	M. 15	810 ± 70	33,90
	M. 75	798 ± 50	21,15
	AW. 3	797 ± 71	28,75
	AW. 7	758 ± 85	29,70

TABLEAU 4
Influence de l'année sur le poids moyen de 100 fruits

$$\left(P_{100} = \bar{P} \pm 2 \frac{\sigma}{\sqrt{n}} \right)$$

	1962	1963	Différence jugée au seuil de probabilité P = 0,05
<i>Précoce Migoule</i> × AW. 3 ...	782 ± 37	1575 ± 206	significative
	× M. 75....	1351 ± 111	significative
<i>Sauvage des Cars Migoule</i> × AW. 7....	474 ± 39	492 ± 65	non significative
	× AW. 3....	440 ± 50	non significative
	× M. 75....	372 ± 36	significative
	× M. 26....	470 ± 27	non significative
	× Ki	454 ± 27	significative
<i>Sauvage des Cars Bernical</i> × AW. 7....	461 ± 32	473 ± 27	non significative
	× AW. 3....	555 ± 39	significative
	× M. 75....	433 ± 25	significative
	× M. 26....	657 ± 79	significative
	× Ki	453 ± 27	significative

Les données recueillies sont consignées au tableau 2 pour l'année 1962 et au tableau 3 pour l'année 1963. La signification des différences entre les poids moyens de 100 fruits a été jugée au seuil de probabilité de 5 p. 100.

DISCUSSION

Les résultats obtenus ont permis de formuler les remarques suivantes :

1° les poids moyens de 100 fruits récoltés après pollinisation d'un géniteur femelle par plusieurs pollens de constitution génétique différente sont variables. C'est ce que montrent les données consignées aux tableaux 2 et 3 pour les

TABLEAU 5

Action comparée de pollens différents sur les poids moyens de 100 fruits

	Fruits obtenus avec pollen de	Comparaison avec fruits obtenus par pollen de :									
		AW. 3	AW. 3	M. 26	P.M.	CW. 1.5	M. 75	Ki	M. 81	M. 15	M. 8
♀ Sauvage des Cars Bernical (C. sativa)	AW. 7	1962	≥	≥	>	>	≥	≥	≤		
		1963	≥	≥			>	≥		≥	≤
	AW. 3	1962	≤		>	>	≥	>	≤		
		1963	>		≤		>	≤		≤	≤
	M. 26	1962	<	<		>	≥	≤	>	<	
		1963	>	>			>	≥		≥	≤
	P.M.	1962	<	<	≤		<	<	<		
		1963									
	CW. 1.5	1962	<	<	≤	≤		≤	>	>	
		1963									
	M. 75	1962	<	<	<	<		>	<		
		1963	<	<	<			<		<	<
	Ki	1962	<	<	<	<	≤		<		
		1963	<	<	<		≥			≥	<
	M. 81	1962	<	<	<	<	<	<			
		1963									
	M. 15	1962									
		1963	≥	≤	<		>				<
	M. 8	1962									
		1963	≤	<	<		≥	≥		≤	

Nota : > = poids moyen de 100 fruits supérieur significativement.

≥ = poids moyen de 100 fruits supérieur non significativement.

< = poids moyen de 100 fruits inférieur significativement.

≤ = poids moyen de 100 fruits inférieur non significativement.

femelles *M. 26*, *Précoce Migoule*, *M. 2*, *M. 8* (*C. crenata* × *C. sativa*), *Bouche Rouge*, *Sardonne*, *Bouscasse* (*C. sativa*) et au tableau 5 pour les géniteurs femelle *Sauvage des Cars Migoule* et *Sauvage des Cars Bernical* (*C. sativa*).

2° L'action d'un pollen sur le calibre des fruits produits par un géniteur femelle déterminé peut varier parfois d'une année à l'autre et peut même être de sens inverse. Ce qui laisse supposer que en plus des constitutions génétiques du pollen et de l'ovule, interviennent vraisemblablement les facteurs climatiques (tabl. 4 et 5).

3° L'action d'un pollen n'est pas la même sur tous les géniteurs femelles qui lui sont associés.

4° Certains pollens paraissent devoir être constants dans leur action aussi bien

TABLEAU 6
Pollen à action constante

Croisements		Poids moyen de 100 fruits	
		1962	1963
Sauvage des Cars Migoule	M. 75	441	372
	AW. 7	474	492
	AW. 3	472	440
	M. 26	434	470
Sauvage des Cars Bernical	M. 75	343	433
	AW. 7	461	473
	AW. 3	430	555
	M. 26	397	657
Précoce Migoule	M. 75	729	1 143
	AW. 7		1 351
	AW. 3	782	1 575
M. 2	M. 75	919	
	AW. 3	911	
Sardonne	M. 75	1 042	
	AW. 7	1 347	
	AW. 3	1 101	
Sauvage des Cars Migoule	Ki	360	467
	AW. 7	474	492
	AW. 3	472	440
	M. 26	434	470
Sauvage des Cars Bernical	Ki	338	453
	AW. 7	461	473
	AW. 3	430	555
	M. 26	397	657

338

461

453

473

Différence significative

Différence non significative

jugée au seuil de probabilité

P = 0,05

dans le temps, c'est-à-dire d'une année à l'autre que selon les géniteurs femelles pollinisés et fécondés. Ainsi les pollens de *M. 75* et *Ki* donnent toujours des fruits plus petits que ceux de *AW. 7*, *AW. 3* et *M. 26* ; si leur action change de sens, la différence observée n'est pas significative (tabl. 6).

5° Tout en spécifiant que leurs conclusions n'étaient basées que sur les seuls cas qu'ils avaient analysés, certains auteurs ont été amenés à conclure que l'effet d'un pollen sur la grosseur des fruits produits est dans le sens des dimensions des fruits du parent mâle.

Pour ne prendre que les résultats de l'année 1962 les géniteurs pourraient se classer d'après les poids moyens de 100 fruits produits en fécondation libre comme il est indiqué au tableau 7 ; cet ordre relatif est pratiquement respecté chaque année. Les résultats obtenus dans les croisements effectués avec ces géniteurs (tabl. 2 et 3) montrent que la règle énoncée ci-dessus est loin d'être générale et que la dimension des fruits obtenus ne peut être considérée comme étant sous la dépendance unique et directe du pollen.

6° Lors de la récolte des châtaignes on peut constater que le péricarpe des fruits est éclaté et l'amande déborde à l'extérieur. Ce phénomène peut s'observer chaque année avec une intensité faible chez certains géniteurs femelles comme *M. 26*

TABLEAU 7
Poids moyen de 100 fruits en fécondation libre
Année 1962

Géniteur femelle	Poids de 100 fruits	Désignation de grosseur
<i>Sauvage des Cars Bernical</i>	250	petits fruits
<i>Bouscasse (Ki)</i>	365	petits fruits
<i>Sauvage des Cars Migoule</i>	460	petits fruits
<i>M. 75</i>	488	petits fruits
<i>Précoce Migoule</i>	607	fruits moyens
<i>Sardonne</i>	732	fruits moyens
<i>Bouche Rouge</i>	1 062	fruits moyens à gros
<i>AW. 7</i>	2 219	gros fruits
<i>AW. 3</i>	2 643	gros fruits

(*C. crenata*). Il peut être plus important certaines autres années, notamment lorsque les mois d'août et de septembre ont une forte pluviosité associée à une température élevée se maintenant jusque dans le courant du mois d'octobre.

Certains y voient une manifestation immédiate de l'action du pollen. Dans les croisements contrôlés effectués à la Station, cet éclatement du péricarpe se manifeste d'abord de préférence sur certains arbres, ensuite et surtout quand sévissent les conditions climatiques décrites ci-dessus.

Le phénomène inverse peut également être observé. Certaines années les fruits sont de dimensions très réduites, même pour des arbres donnant ordinairement des gros fruits. Les châtaignes comportent un embryon normalement développé mais avec une amande réduite. Ce fait est remarquable par son intensité les années ayant

la fin du mois de septembre ou le début d'octobre froids et brumeux, particulièrement dans les fonds de vallées. La châtaigne ne trouvant pas les conditions de chaleur qui lui sont nécessaires ne peut se développer complètement. Il y a là plus une action des facteurs écologiques qu'une action du pollen lui-même.

CONCLUSIONS

I — L'amande d'une châtaigne ou d'un marron est formée par des tissus appartenant à l'embryon, l'endosperme étant résorbé dès le début de la formation de la graine. La grosseur de cette dernière est donc éventuellement déterminée par le développement que prennent ces tissus qui sont en fait hybrides au même titre que l'embryon lui-même.

Dans ces conditions, la xénie étant une modification immédiate des graines sous l'influence du pollen, elle peut donc être, dans le cas du châtaignier, une manifestation de l'hétérosis.

II — Le châtaignier est auto-incompatible et la fécondation croisée est nécessaire pour obtenir une production importante de fruits. Certains pollens paraissent présenter une aptitude particulière à la combinaison avec certaines variétés femelles et d'autres montrent une aptitude plus générale à la combinaison pour le caractère « grosseur du fruit ».

Au point de vue pratique cela conduit à choisir les pollinisateurs des châtaigneraies en fonction d'un nouveau critère : celui de l'aptitude à conférer aux variétés femelles des fruits de gros calibre.

III — Les fruits obtenus par fécondation avec le pollen d'un clone donnant des gros fruits n'étant pas toujours plus gros que ceux obtenus avec le pollen d'un clone à petits fruits, il est indispensable de procéder à des essais préalables avant de déterminer celui ou ceux qui auront les actions les plus favorables.

Reçu pour publication en avril 1966.

SUMMARY

XENIA, EARLY MANIFESTATION OF HETEROSIS IN THE SWEET CHESNUT

In controled crosses it has been observed that the size of the fruits obtained on the female parent with different pollens depends upon the pollen used. The largest nuts seem to be produced by heterosis.

Furthermore the size of the nuts issued by one pollen is not directly correlated with the size of the nuts produced by the tree giving the pollen and is variable according to the female pollinated. Some pollens have however a rather general habit for producing, larger nuts. This may be used in chestnut orchards for production of larger nuts.

ZUSAMMENFASSUNG

DIE XENIE, FRÜHZEITIGES AUFTRETEN DER HETEROSIS BEIM KASTANIENBAUM

Die Grösse der auf einem weiblichen Zuchterzeuger geernteten Früchte wechselt mit der Herkunft der benutzten Pollen. Im Falle der grössten Früchte würde es sich um die der Heterosis zuzuschreibende *Xenie* handeln. Die Grösse jedoch der mit einem Pollen erzeugten Früchte steht in direkter Beziehung mit der Grösse der auf dem männlichen Elter geernteten Früchte.

Die sofortige Wirkung eines Pollens wechselt je nach dem bestäubten und befruchteten weiblichen Zuchterseuger. Bestimmte Pollen jedoch zeigen eine allgemeinere Fähigkeit zur Kombination direkter Beziehung mit der Grösse der auf dem männlichen Elter geernteten Früchte.

D ♂ sofortige Wirkung eines Pollens wechselt je nach dem bestäubten und befruchteten weiblichen Zuchterseuger. Bestimmte Pollen jedoch zeigen eine allgemeinere Fähigkeit zur Kombination hinsichtlich des Erbmerkmals « Fruchtgrösse ».

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BLARINGHEM M. L., 1919, Note sur la xénie chez le châtaignier. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **66**, 354-356.
JAYNES R. A., 1963, Biparental determination of nut characters in *Castanea*. *Proc. amer. Soc. hortic. Sci.*, **82**,
Mac KAY J. W., CRANE H. L., 1938, The immediate effect of pollen on the fruit of the chestnut. *Proc. amer. Soc. hortic. Sci.*, **36**, 293-298.
SCHAD C., GREUTE J., SOLIGNAT G., 1955, Amélioration du Châtaignier. Compte rendu des Travaux effectués en 1953. *Ann. Amélior. Plantes*, **11**, pp. 302-324.
-

ÉTUDE DU RYTHME VÉGÉTATIF : CARACTÈRES PHYSIOLOGIQUES LIÉS A LA PRÉCOCITÉ DE DÉBOURREMENT CHEZ LA VIGNE

R. POUGET

*Station de Recherches de Viticulture,
Centre de Recherches agronomiques du Sud-Ouest, 33 - Pont-de-la-Maye*

SOMMAIRE

L'étude des interactions entre le repos végétatif des bourgeons et le débourrement a permis de mettre en évidence des caractères physiologiques distinctifs entre des cépages de précocité de débourrement différente. Les cépages à débourrement précoce se caractérisent par :

- une dormance moins intense (exigences thermiques moins grandes) ;
- une vitesse de débourrement plus élevée à toutes les températures.

Par contre, il n'existe pas de différences entre cépages pour la vitesse de respiration des bourgeons et la réaction à l'accroissement de la température de débourrement et de respiration (Q_{10} analogues).

Ces résultats permettent de poser les principes de méthodes d'appréciation de la précocité de débourrement.

INTRODUCTION

Parmi les caractères physiologiques qui différencient les espèces et les variétés cultivées, ceux qui déterminent le rythme végétatif figurent parmi les plus importants. La notion de rythme végétatif est fondamentale car elle traduit l'adaptation d'un individu aux conditions climatiques du milieu. Définir cette notion ce n'est pas seulement repérer dans le temps les différents stades phénologiques qui se succèdent au cours du cycle végétatif annuel d'une plante (débourrement, floraison, maturité, chute des feuilles, etc.), mais encore prendre en considération l'évolution de l'état physiologique des différents organes de la plante au cours de cette période.

Nos connaissances dans ce domaine sont anormalement restreintes en ce qui concerne la Vigne. Des caractères physiologiques qui déterminent le rythme végétatif des espèces et des variétés, nous ne connaissons que ce que les observations au

vignoble nous ont appris. Si les échelles de précocité de débourrement et de maturation établies pour distinguer et classer les variétés sont suffisantes pour les besoins du praticien, elles ne peuvent constituer pour le généticien ou le physiologiste qu'une donnée élémentaire de départ et non une base scientifique définitivement acquise. En effet, une analyse du rythme végétatif doit viser à définir les mécanismes physiologiques qui déterminent le comportement d'une plante aux conditions climatiques du milieu. Pour mener à bien une telle analyse, dont la difficulté est évidente, il est nécessaire de procéder par étapes. Avant toute chose, il paraît indispensable de préciser certains phénomènes physiologiques encore obscurs comme le repos végétatif et ses interactions avec le débourrement des bourgeons. C'est que ce nous nous proposons de faire ici.

Le repos végétatif des bourgeons pendant l'hiver constitue une phase essentielle du cycle annuel d'une plante ligneuse pérenne. Bien qu'aucune manifestation extérieure n'apparaisse au cours de cette période, les bourgeons dormants sont le siège d'une évolution physiologique continue sous l'action de conditions climatiques (POUGET, 1963). Cette évolution, particulière à chaque espèce ou variété, revêt une très grande importance, car elle influe fortement sur le débourrement des bourgeons, première manifestation extérieure du nouveau cycle végétatif. Parmi les facteurs qui la conditionnent, la température joue un rôle essentiel. L'étude comparée de la réaction à la température des espèces et variétés doit conduire à une connaissance plus approfondie des caractères physiologiques liés au rythme végétatif. Tout d'abord, nous nous attacherons à définir l'évolution de la vitesse de débourrement en fonction de la température durant le repos végétatif. La connaissance de cette évolution sera complétée par une étude comparée des lois d'action de la température sur la vitesse de débourrement et de respiration des bourgeons appartenant à différentes variétés. Après avoir essayé de préciser les multiples aspects de l'évolution physiologique des bourgeons au cours du repos végétatif, nous définirons les principes qui permettront de proposer des méthodes d'appréciation de la précocité de débourrement. Tels sont les différents points dont nous allons maintenant aborder successivement l'étude.

Pour les besoins de cet exposé, nous admettrons qu'il y a synonymie entre variété à débourrement précoce ou tardif et variété précoce ou tardive.

I. — ÉVOLUTION DE LA VITESSE DE DÉBOURREMENT EN FONCTION DE LA TEMPÉRATURE DURANT LE REPOS VÉGÉTATIF

L'évolution physiologique suivie par les bourgeons, depuis leur entrée en dormance jusqu'au débourrement suivant, est difficile à mettre en évidence autrement que par des procédés indirects. Pour en saisir les étapes successives, nous pouvons, par exemple, préciser les réactions des bourgeons soumis à des températures variables de débourrement après la levée artificielle de la dormance. C'est la méthode que nous avons adoptée. Les bourgeons doivent en effet se comporter différemment à une même température de débourrement, suivant leur état physiologique au moment de leur prélèvement dans le vignoble. De plus, les différences variétales liées au

rythme végétatif doivent également apparaître par ce procédé d'étude, car il est *a priori* vraisemblable que l'évolution physiologique n'est pas identique pour des variétés de précocité de débourrement différente.

1. Méthode expérimentale

Durant le repos végétatif, des prélèvements mensuels de bourgeons latents dormants ont été opérés au vignoble sur trois cépages de *Vitis vinifera* L. de précocité de débourrement différente : le *Traminer* (précoce) le *Merlau* (moyennement précoce) et le *Cabernet-Sauvignon* (tardif). Les prélèvements ont été échelonnés du début de septembre au milieu de février. Réparties en lots de 50, les boutures à un bourgeon sont, dès leur récolte, soumises à un traitement de levée de dormance (immersion dans l'eau à 30°C pendant 72 heures), qui crée des conditions particulières d'anaérobiose favorables à la disparition de la dormance (POUGET, 1963). Dès la fin de ce traitement, les boutures sont plantées dans du sable humide aux températures de 5, 10, 15, 20, 25 et 30°C. Le débourrement se produit à l'obscurité dans toutes les enceintes. La durée de débourrement de chaque bourgeon est notée. Chaque lot de 50 boutures est ensuite caractérisé par la DD 50 ou durée de débourrement de 50 p. 100 des bourgeons (POUGET, 1963).

2. Résultats

Les valeurs des DD 50 observées pour les différents prélèvements sont représentées sur la figure 1. Les remarques suivantes peuvent être faites après l'examen de ces résultats :

1° La durée de débourrement des bourgeons placés aux températures de 30, 25 et 20°C reste constante pour chaque cépage, quelle que soit la date du prélèvement.

2° Le cépage à débourrement précoce (*Traminer*) présente à 15°C une DD 50 légèrement plus élevée au premier prélèvement qu'aux suivants. Par contre, le *Merlau* et le *Cabernet-Sauvignon* du premier prélèvement, qui présentent un débourrement irrégulier et dispersé, n'atteignent pas à 15°C le seuil de 50 p. 100. La durée de débourrement peut donc être considérée comme très élevée et tendant vers l'infini. Pour les prélèvements suivants, leurs DD 50 décroissent et se maintiennent constantes à partir du mois de décembre.

3° Les bourgeons du prélèvement de septembre appartenant aux 3 cépages sont incapables de débourrer à 10 et 5°C. Au bout de 10 mois on observe seulement la présence de quelques bourgeons débourrés, les autres restant à l'état latent. Là encore la durée de débourrement ne peut pas être appréciée et tend vers l'infini. Les durées de débourrement, mesurables dès le prélèvement d'octobre, décroissent rapidement jusqu'au mois de février (*Merlau* et *Cabernet-Sauvignon*) ou atteignent un palier à partir du prélèvement de décembre (*Traminer*).

3. Interprétation

Cette expérience apporte des données nouvelles sur la levée de dormance des bourgeons (POUGET, 1965). Nous constatons, en premier lieu, que le traitement de levée de dormance subi par les bourgeons (anaérobiose à 30°C pendant 72 heures) les a rendus aptes à débourrer aux températures élevées de 20, 25 et 30°C, quelle que soit la date de prélèvement. Il est donc logique d'admettre qu'un tel traitement a supprimé la dormance des bourgeons qui ont acquis ainsi leurs potentialités de croissance. Mais le comportement de ces mêmes bourgeons exposés à des températures de débourrement plus basses (15°C et surtout 10 et 5°C) indique nettement que ce

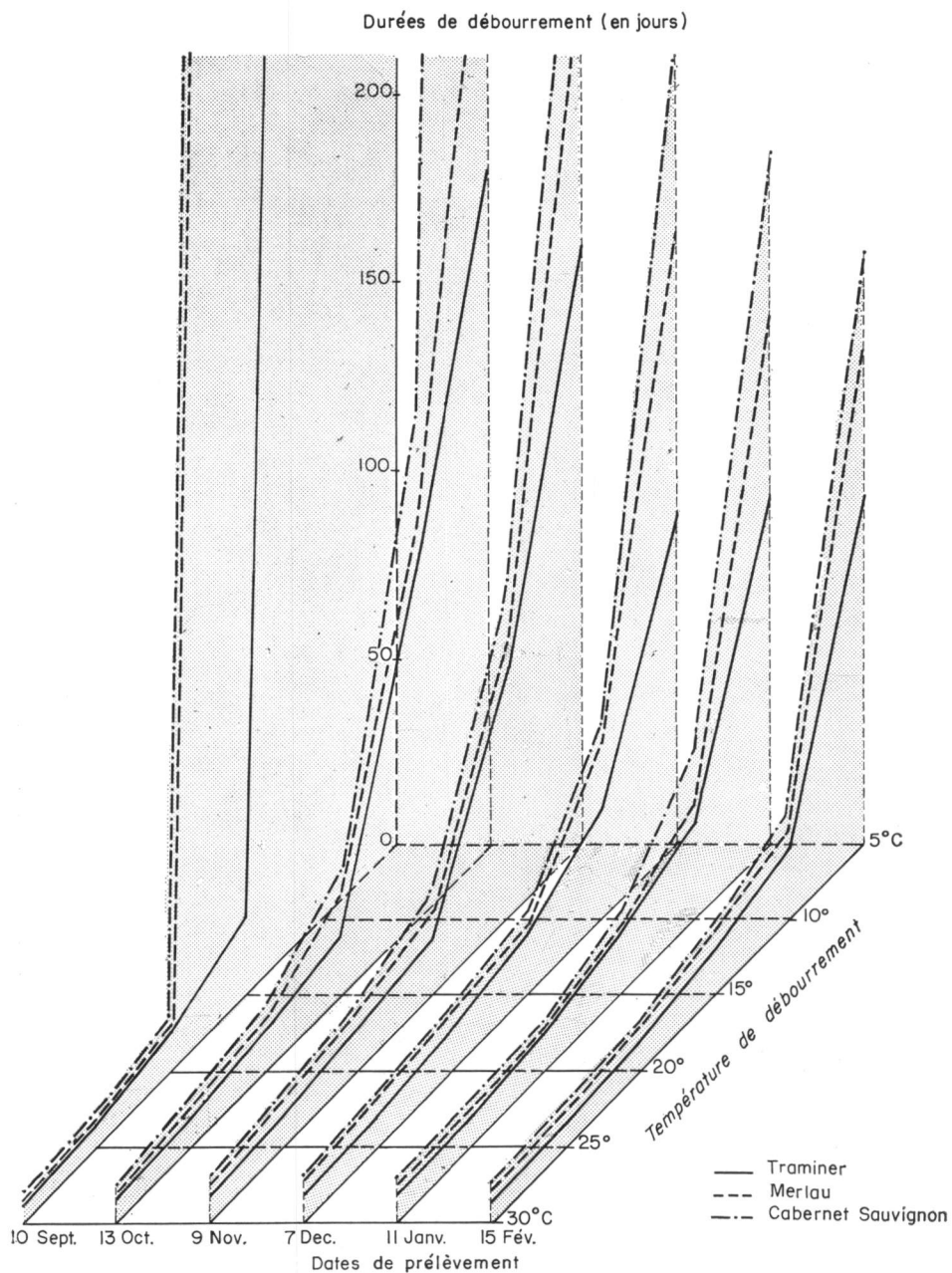


FIG. 1. — Variations des durées de débourrement (exprimées en jours) en fonction de la température de débourrement et des dates de prélèvement

traitement de levée de dormance n'a pas été suffisant pour leur permettre un débourrement normal à ces températures. Tout se passe comme si, pendant la phase de dormance, les basses températures exerçaient sur le débourrement une action retardatrice d'autant plus marquée que la température est plus basse et que le cépage est plus tardif. Les bourgeons, bien qu'ayant subi un traitement artificiel de levée de dormance, sont en quelque sorte inhibés par les basses températures. Cette sensibilité s'atténue progressivement avec le temps, au fur et à mesure que les bourgeons se rapprochent de la date du débourrement. Ils acquièrent, dans les conditions naturelles, la possibilité de débourrer normalement aux basses températures à la suite d'une évolution physiologique continue. La nature de cette évolution et les facteurs qui la conditionnent restent encore à élucider et sortent du cadre de l'étude présente.

Nous retiendrons seulement, d'une part que *l'effet retardateur des basses températures s'exerce avec d'autant plus d'intensité que la variété est plus tardive* et, d'autre part, que *l'évolution physiologique des bourgeons est plus rapide chez les variétés précoces que chez les variétés tardives*. Ces observations nous permettent d'apprécier et même de préciser le comportement spécifique de chaque type de variétés au cours du repos végétatif. Il apparaît d'abord que les variétés à débourrement précoce présentent une aptitude plus grande à débourrer normalement aux basses températures parce qu'elles sont moins sensibles à leur effet retardateur. Cette propriété, complétée par une évolution physiologique plus rapide et plus courte, est à rapprocher des exigences thermiques moins grandes pour la levée de dormance manifestées par les variétés précoces. Nous avons en effet montré ailleurs (POUGET, 1964 b) que les variétés à débourrement précoce exigeaient un traitement de levée de dormance plus court.

Cet ensemble de faits incite à penser que l'intensité de la dormance est plus faible chez les variétés à débourrement précoce puisque elles ont la possibilité d'entrer en végétation beaucoup plus facilement. Inversement, les variétés à débourrement tardif, qui présentent une plus grande sensibilité aux basses températures, une évolution physiologique lente et des exigences thermiques élevées pour la levée de dormance, peuvent être considérées comme ayant une intensité de dormance forte. Ainsi, grâce aux propriétés nouvelles définies plus haut, il nous est possible ici de préciser la notion d'intensité de dormance qui ne reposait jusqu'alors que sur des différences d'exigences thermiques pour la levée de dormance. Cette notion recouvre maintenant plusieurs caractères physiologiques précis : sensibilité aux basses températures de débourrement, vitesse d'évolution dans le temps, exigences thermiques pour la levée de dormance. Des liens d'interdépendance existent probablement entre ces caractères. Une étude plus poussée devrait permettre de les définir avec plus de précision et d'approfondir la notion d'intensité de dormance.

L'incidence de ces données nouvelles sur le rythme végétatif des variétés est évidente. Durant le repos végétatif les bourgeons suivent une évolution physiologique complexe qui diffère selon la précocité de la variété à laquelle ils appartiennent. Il en résulte qu'à un instant donné du repos végétatif, l'état physiologique de bourgeons de précocité de débourrement différente n'est jamais identique. Il existe entre eux des différences qui peuvent être mises en évidence par le procédé que nous avons utilisé. Ainsi, depuis l'entrée en dormance jusqu'au débourrement du printemps suivant, *les bourgeons, bien qu'en repos apparent, sont le siège de transformations et*

de modifications physiologiques dont la vitesse dépend du rythme végétatif des variétés auxquelles ils appartiennent.

Les conclusions qui précèdent ne sont pas basées uniquement sur les résultats obtenus à partir de trois cépages. Au cours de deux cycles végétatifs (1963-1964 et 1964-1965) nous avons observé le comportement de 20 cépages de précocité de débourrement différente en plaçant les bourgeons, prélevés à des dates échelonnées et traités à 30°C pendant 72 heures, à des températures de débourrement de 10, 15 et 20°C. Les résultats de ces expériences sont en accord parfait avec ceux que nous venons de rapporter en détail pour les trois cépages considérés. Aussi avons-nous jugé qu'il n'était pas indispensable de les exposer dans le cadre de cette étude.

II. — LOIS D'ACTION DE LA TEMPÉRATURE SUR LA VITESSE DE DÉBOURREMENT ET DE RÉSPIRATION DES BOURGEONS

Chercher à établir des caractères distinctifs d'ordre physiologique entre des variétés de rythmes végétatifs différents, consiste avant tout à analyser le comportement des bourgeons soumis à des facteurs déterminés. La température est le facteur le plus important qui influe constamment sur tous les stades physiologiques des bourgeons. Il nous a donc paru indispensable d'entreprendre l'étude comparée de l'action de la température sur des phénomènes physiologiques fondamentaux comme le débourrement et les échanges respiratoires des bourgeons appartenant à des variétés de rythmes végétatifs différents. Cette étude nous a permis de dégager des lois générales d'action que nous allons présenter maintenant.

A. — LOIS D'ACTION DE LA TEMPÉRATURE SUR LA VITESSE DE DÉBOURREMENT DES BOURGEONS

La vitesse de débourrement des bourgeons à une température donnée est un caractère propre à chaque variété. Pour comparer entre elles les vitesses de plusieurs variétés il importe avant tout de placer les bourgeons sur une même ligne de départ, c'est-à-dire de les prendre tous dans le même état physiologique. Cette condition est difficile à réaliser. En effet, nous venons de montrer plus haut que la vitesse de débourrement en fonction de la température évolue durant le repos végétatif pour une même variété et que les bourgeons de rythmes végétatifs différents ne sont jamais au même stade physiologique à un instant donné.

Pour surmonter cette difficulté, nous avons décidé de choisir des bourgeons pendant la phase de post-dormance (POUGET, 1963), au cours de laquelle l'évolution de la vitesse de débourrement est atténuée. De plus, dans le but d'homogénéiser l'état physiologique des bourgeons de rythmes végétatifs différents nous leur avons fait subir un traitement uniforme destiné à supprimer la dormance résiduelle (anaérobiose à 30°C pendant 48 heures). A la fin de ce traitement, nous supposons que tous les bourgeons sont dans un état physiologique comparable, c'est-à-dire sur le point d'entrer dans la phase de prédébourrement. A ce moment-là, le méristème apical devient le siège d'une activité métabolique intense qui conduit à la croissance et au débourrement. La température modifie la vitesse des réactions du métabolisme

et par suite la vitesse de débourrement, d'une manière différente selon le rythme végétatif des variétés. Notre but est d'étudier les variations de cette vitesse en fonction de la température.

1. Méthode expérimentale

Au cours de la phase de post-dormance (janvier 1964) nous avons prélevé au vignoble des bourgeons latents appartenant à 3 cépages de précocité de débourrement différente : *Traminer* (précoce), *Merlau* (moyennement précoce), *Ugni blanc* (tardif). Dès la récolte, les boutures à un bourgeon sont immergées dans l'eau à 30°C pendant 48 heures (anaérobiose) puis plantées dans du sable humide et placées dans des enceintes maintenues respectivement aux températures de 10, 15, 20, 25 et 30°C. Chaque lot comprend 50 boutures à un bourgeon.

Les durées de débourrement de 50 p. 100 des bourgeons (DD 50) sont déterminées pour chaque lot et exprimées en jours.

2. Résultats

La vitesse de débourrement est liée à la durée de débourrement (DD 50) par la relation :

$$V = \frac{1\,000}{DD\,50}.$$

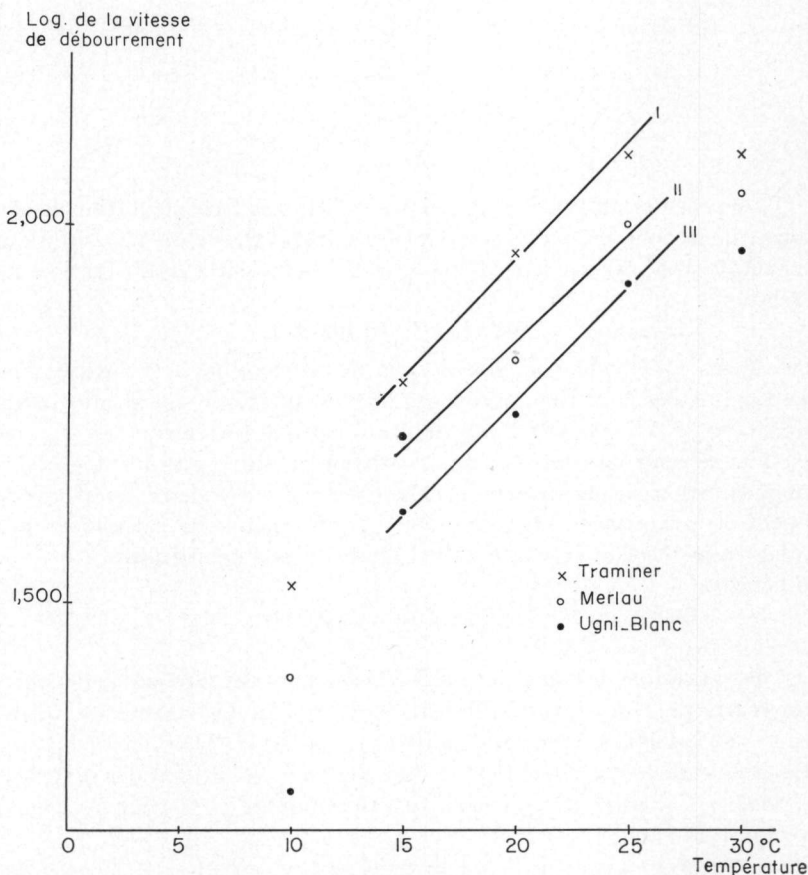


FIG. 2. — Variations du logarithme de la vitesse de débourrement en fonction de la température de débourrement

Les droites I, II, III correspondent respectivement aux cépages *Traminer*, *Merlau* et *Ugni blanc*

Les variations du logarithme de la vitesse de débourement des trois cépages en fonction de la température sont représentées sur la figure 2. L'examen de cette figure nous montre que, pour chaque cépage, seuls les points correspondant aux températures de 15, 20, et 25°C peuvent être ajustés à une droite qui, par transformation logarithmique, conduit à une courbe théorique de forme exponentielle :

$$V = ab^t$$

dans laquelle a et b représentent des constantes. Nous avons calculé les équations de ces trois courbes (tabl. I). La signification statistique de l'ajustement des valeurs observées aux courbes calculées est très bonne.

TABLEAU I

Courbes théoriques de variation de la vitesse de débourement en fonction de la température

Cépage	Équation de la courbe exponentielle	Valeur de t	Signification	Valeur du Q_{10}
<i>Traminer</i>	$V = 22,216 \times 1,0715^t$	12,24	$0,001 < P < 0,01$	1,995
<i>Merlau</i>	$V = 19,349 \times 1,0666^t$	5,96	$0,01 < P < 0,05$	1,905
<i>Ugni blanc</i>	$V = 14,565 \times 1,0715^t$	12,24	$0,01 < P < 0,01$	1,995

Le Q_{10} , ou coefficient d'action thermique, qui traduit l'augmentation de la vitesse de débourement pour un accroissement de température de 10°C, a été déterminé pour chacun des cépages (tabl. I). Il est relié au coefficient b de l'équation $V = ab^t$ par la relation :

$$\log Q_{10} = 10 \log b.$$

Nous avons également comparé deux à deux grâce au test t de Student les coefficients b calculés pour chaque cépage. Aucune différence significative n'apparaît entre eux ($0,70 < P < 0,80$). Il en résulte donc que les valeurs de Q_{10} calculées pour les trois cépages ne sont pas significativement différentes les unes des autres.

L'augmentation de la vitesse de débourement entre deux températures t et $t + \Delta t$ peut être exprimée sous forme de Q_{10} . Pour cela nous calculerons la valeur de Q_{10} d'après la relation suivante entre la vitesse à la température t et la vitesse à la température $t + \Delta t$:

$$V(t + \Delta t) = V_t \cdot Q_{10}^{\Delta t/10}$$

Il est ainsi possible de comparer les accroissements des vitesses de débourement pour des écarts de température différents de 10°C. Le Q_{10} calculé de cette façon entre 25 et 30°C est égal à 0 pour le *Traminer*, 1,23 pour le *Merlau* et 1,20 pour l'*Ugni blanc*. La vitesse de débourement est limitée par un palier atteint dès la température de 25°C pour le *Traminer* et seulement aux alentours de 30°C pour les deux autres cépages plus tardifs.

Pour les basses températures de débourement, les valeurs de Q_{10} calculées pour l'écart entre 10 et 15°C sont de 3,53 pour le *Traminer*, 4,49 pour le *Merlau* et

5,44 pour l'*Ugni blanc*. La vitesse de débourrement diminue plus rapidement pour les cépages tardifs.

3. Interprétation

Nous avons montré que la vitesse de débourrement des bourgeons varie selon une loi de nature exponentielle en fonction de la température. Il est intéressant de remarquer que cette loi ne s'applique que dans une zone de température assez étroite (de 15 à 25°C). Au-dessus et au-dessous de ces valeurs extrêmes, la vitesse décroît très vite, des facteurs nouveaux intervenant pour provoquer cette réduction.

Les valeurs de Q_{10} correspondant aux trois courbes théoriques ne sont pas significativement différentes les unes des autres. De plus elles sont voisines de celles des réactions biochimiques. Ce résultat est du plus haut intérêt car il fait ressortir que les trois cépages présentent la même réaction à l'accroissement de température dans la zone considérée (15 à 25°C). Donc, à toute progression arithmétique de la température correspond une progression géométrique de la vitesse de débourrement dont la raison (Q_{10}) est la même pour les trois cépages. Une telle propriété n'apparaissait pas évidente *a priori* et méritait d'être étudiée avec précision.

Puisque les coefficients b correspondants aux trois cépages, et par suite les Q_{10} , ne sont pas significativement différents, les trois courbes de forme :

$$V = ab^t$$

ne diffèrent que par le coefficient a . Ce coefficient représente l'ordonnée à l'origine dans la relation linéaire obtenue par transformation logarithmique :

$$\log V = \log a + t \log b.$$

Il s'agit donc d'une constante qui caractérise chaque cépage et paraît liée à sa précocité de débourrement. Nous pouvons appeler ce coefficient *constante de précocité de débourrement*. Les valeurs de cette constante sont de 22,2 pour le *Traminer*, 19,3 pour le *Merlau* et 14,5 pour l'*Ugni blanc*. La comparaison de ces valeurs permet d'apprécier la précocité relative des variétés et de préciser les différences qui existent entre elles.

a) Action des températures de débourrement élevées.

Nous avons vu que les valeurs de Q_{10} calculées entre 25 et 30°C sont peu élevées, ce qui indique que l'accroissement de la vitesse de débourrement est nul pour le *Traminer* et très faible pour les deux autres cépages. Il convient de noter cette différence de comportement selon le rythme végétatif. Le cépage précoce semble en effet ne plus réagir à l'augmentation de température au-dessus de 25°C, alors que les deux autres, plus tardifs, réagissent jusqu'à 30°C. Des essais de débourrement à 35°C non rapportés ici, nous ont montré qu'à cette température les bourgeons débourent d'une manière échelonnée et irrégulière. A 40°C, aucun débourrement n'est observé et les bourgeons se nécrosent très rapidement. La température pour laquelle la vitesse de débourrement est maximale semble donc se situer entre 25 et 30°C. Elle est vraisemblablement plus proche de 25°C pour les variétés précoces et de 30°C pour les variétés tardives. Il ne nous a pas été possible au cours de nos essais de déterminer ces seuils avec précision. Il eût fallu pour cela choisir des intervalles de température plus faibles.

b) *Action des températures de débourrement basses.*

Les valeurs de Q_{10} calculées entre 10 et 15°C montrent que la réduction de la vitesse de débourrement est très forte entre ces deux températures. Tout se passe en effet comme si un *facteur limitant* intervenait pour diminuer la vitesse de tous les cépages. Cette réduction est d'autant plus importante que le cépage est plus tardif. Pour chaque variété, il existe un seuil, compris entre 15 et 10°C, au-dessous duquel la vitesse de débourrement cesse d'obéir à une loi de forme exponentielle et accuse une réduction plus forte pour les variétés tardives que pour les précoces. Il est possible que ce seuil soit plus élevé pour les cépages tardifs que pour les cépages précoces. Nos expériences ne nous ont pas permis d'apporter des précisions sur ce point particulier. Il faudrait pour cela soumettre les bourgeons à des températures intermédiaires.

Au-dessous de 10°C, la réduction de la vitesse de débourrement est encore plus forte. Nous avons vu qu'à 5°C, les durées de débourrement sont très longues et varient de 90 jours pour le *Traminer* à 160 jours pour le *Cabernet-Sauvignon*. Là encore, la réduction de la vitesse est plus forte pour les variétés tardives que pour les variétés précoces. Il est néanmoins très important de remarquer qu'à une température aussi basse, le débourrement, bien que très lent à se réaliser, est possible. La croissance ultérieure des jeunes pousses issues des bourgeons ne se fait toutefois qu'à une vitesse extrêmement faible.

Au cours d'expériences, que nous ne décrivons pas ici, nous avons observé que des bourgeons, ayant préalablement subi un traitement de levée de dormance, sont capables de débourrer d'autant plus vite à 20°C qu'ils ont été exposés plus longtemps à 0°C. Ainsi est fournie la preuve que, même à 0°C, les processus métaboliques conduisant au débourrement des bourgeons peuvent se produire indépendamment de la levée de dormance. Ici encore, cette action de la température de 0°C paraît plus importante pour les variétés précoces que pour les variétés tardives.

Compte tenu de ces résultats et de ces observations, nous concevons facilement que les effets des basses températures sur l'évolution des bourgeons vers le débourrement sont loin d'être négligeables. Il paraît donc illogique, sinon erroné, de fixer autour de 10°C un seuil de température, au-dessous duquel aucun processus métabolique conduisant au débourrement n'est susceptible de se produire, alors que le débourrement de bourgeons peut être observé à 5°C au bout d'un temps très long. La notion de seuil de température ou de zéro de végétation, qui est une notion agronomique, parfaitement justifiée pour des utilisations pratiques, doit être abandonnée au profit de la notion de vitesse de débourrement dès lors qu'il s'agit d'aborder des problèmes physiologiques. Nous discuterons plus loin de cet aspect particulier à propos de la recherche d'une méthode d'appréciation de la précocité de débourrement.

B. — LOI D'ACTION DE LA TEMPÉRATURE SUR LA VITESSE DE RESPIRATION DES BOURGEONS

Nous venons de montrer que la vitesse de débourrement des bourgeons varie selon une loi de forme exponentielle dans un certain intervalle de température. Poursuivant l'étude des caractères physiologiques qui déterminent le rythme végétatif des variétés, nous avons pensé qu'il était indispensable de connaître également

les variations des échanges respiratoires des bourgeons qui traduisent l'activité métabolique des tissus en fonction de la température. Deux stades nous ont paru dignes d'intérêt : le début de la phase de pré-débourrement après la levée artificielle de la dormance et le stade de débourrement proprement dit.

1. Méthode expérimentale

Les bourgeons appartenant aux trois cépages, *Traminer*, *Merlau* et *Ugni blanc*, ont été excisés sur des boutures prélevées pendant la phase de dormance et ayant subi préalablement un traitement de levée de dormance (immersion dans l'eau à 30°C pendant 72 heures). L'excision des bourgeons a eu lieu à deux stades. La première série d'expériences a porté sur des bourgeons venant de subir le traitement d'anaérobiose, la deuxième série sur des bourgeons au stade de débourrement.

La respiration est mesurée à l'aide de l'appareil de Warburg. Seule l'absorption d'oxygène a fait l'objet d'une étude. Les bourgeons sont placés par 10 (environ 200 mg) dans une fiole contenant, dans le puits central, 0,2 ml de KOH à 20 p. 100. La respiration se fait à sec. Pour chaque cépage et chaque température, nous avons réalisé 3 répétitions de chacune 10 bourgeons. Les températures de respiration sont les mêmes que celles du débourrement : 10, 15, 20, 25 et 30°C. Les durées de respiration varient de 3 heures pour la température de 30°C à 87 heures pour celle de 10°C. Pour les expériences de longue durée, nous avons remplacé le liquide de Brodie par le mercure (POUGET, 1963). Les observations des dénivellations manométriques sont faites toutes les 30 minutes à 25 et 30°C et 2 ou 3 fois par jour à 20, 15 et 10°C.

2. Résultats

Nous avons calculé pour chaque température et chaque cépage la consommation d'oxygène par les bourgeons. Cette absorption varie d'une manière linéaire en fonction du temps (POUGET, 1963). Si nous désignons par Q la quantité d'oxygène absorbée, nous observons que Q est reliée au temps x par la relation :

$$Q = cx + d.$$

Le coefficient c représente la vitesse d'absorption d'oxygène qui peut s'exprimer en microlitres d'oxygène par heure pour 100 mg de matière fraîche. Tous les coefficients c que nous avons calculés sont très significatifs. Les tableaux 2 et 3 donnent les valeurs des coefficients c ou vitesses d'absorption d'oxygène exprimées en microlitres par heure pour 100 mg de matière fraîche. Chaque valeur représente la moyenne des 3 répétitions.

TABLEAU 2

Vitesse d'absorption d'oxygène (exprimée en microlitres par heure pour 100 mg de matière fraîche) des bourgeons après le traitement de levée de dormance

Cépage	Température de respiration				
	10°C	15°C	20°C	25°C	30°C
<i>Traminer</i>	3,60	9,30	10,98	13,08	19,98
<i>Merlau</i>	3,26	7,98	9,42	12,12	18,72
<i>Ugni blanc</i>	3,15	9,10	10,14	12,84	19,56

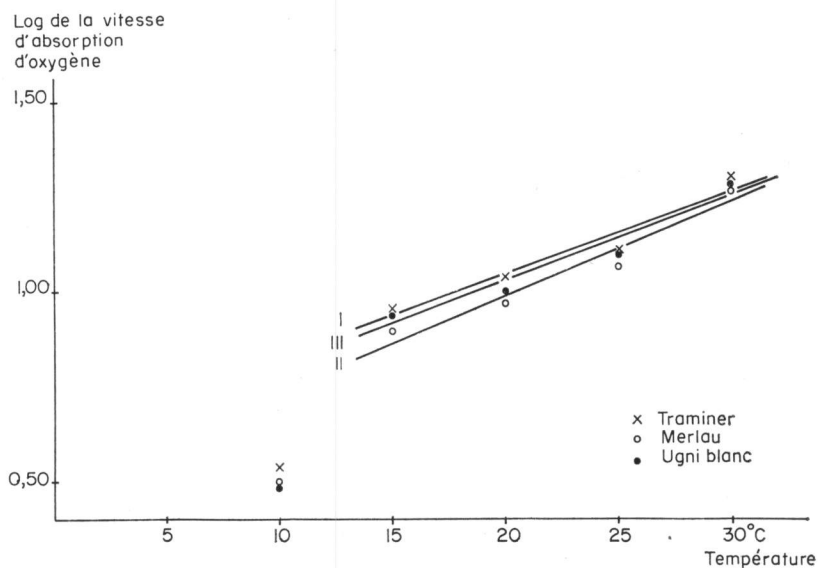


FIG. 3. — Variations du logarithme de la vitesse d'absorption d'oxygène en fonction de la température après le traitement de levée de dormance des bourgeons
Les droites I, II et III correspondent respectivement aux cépages Traminer, Merlau et Ugni blanc

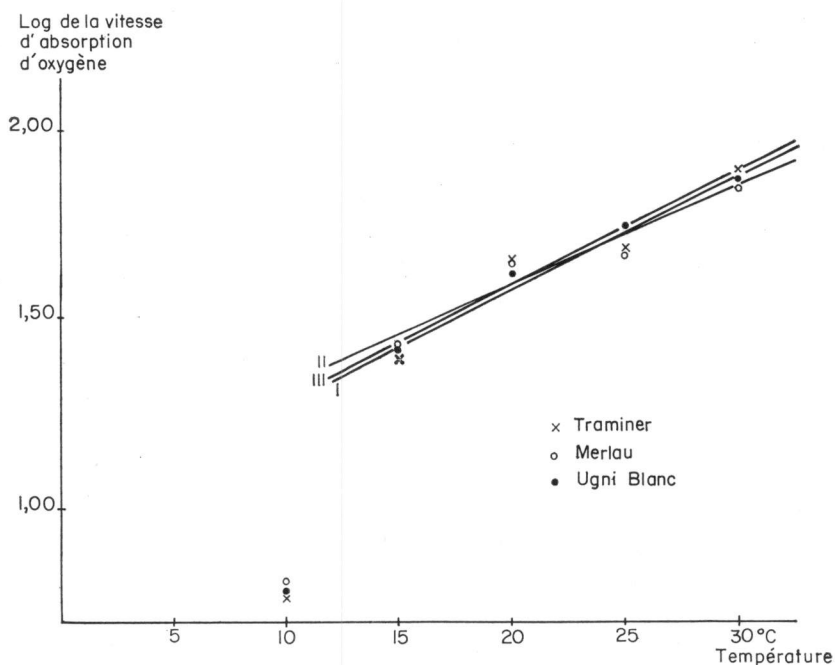


FIG. 4. — Variations du logarithme de la vitesse d'absorption d'oxygène en fonction de la température dans le cas de bourgeons au stade de débourrement
Les droites I, II et III correspondent respectivement aux cépages Traminer, Merlau et Ugni blanc

Pour rechercher la forme de la relation entre la vitesse d'absorption d'oxygène et la température nous avons représenté sur les figures 3 et 4 les logarithmes de la vitesse en fonction de la température. Ces valeurs varient linéairement en fonction de la température dans l'intervalle 15-30°C.

TABLEAU 3

Vitesse d'absorption d'oxygène (exprimée en microlitres par heure pour 100 mg de matière fraîche) des bourgeons au stade de débourrement

Cépage	Température de respiration				
	10°C	15°C	20°C	25°C	30°C
<i>Traminer</i>	6,04	25,48	45,48	48,13	78,58
<i>Merlau</i>	6,70	26,47	45,52	47,58	69,09
<i>Ugni blanc</i>	6,12	26,13	40,83	55,68	74,47

Le tableau 4 donne les équations calculées des courbes exponentielles correspondantes et leur signification statistique. Nous y trouvons également les valeurs calculées du Q_{10} pour chaque cépage. La comparaison 2 à 2 des Q_{10} des 3 cépages, à l'aide du test t , révèle qu'ils ne sont pas significativement différents les uns des autres. Cette conclusion est valable dans chacune des deux expériences.

TABLEAU 4

Courbes théoriques de variation de la vitesse de respiration en fonction de la température

Cépage	Équation de la courbe exponentielle	Valeur de t	Signification	Valeur du Q_{10}
⁽¹⁾				
<i>Traminer</i>	$V = 4,199 \times 1,0507^t$	5,56	$0,01 < P < 0,05$	1,640
<i>Merlau</i>	$V = 3,183 \times 1,0583^t$	6,78	$0,01 < P < 0,05$	1,763
<i>Ugni blanc</i>	$V = 3,953 \times 1,0519^t$	5,08	$0,01 < P < 0,05$	1,658
⁽²⁾				
<i>Traminer</i>	$V = 9,685 \times 1,0711^t$	4,81	$0,01 < P < 0,05$	1,988
<i>Merlau</i>	$V = 11,858 \times 1,0614^t$	4,49	$0,01 < P < 0,05$	1,803
<i>Ugni blanc</i>	$V = 9,863 \times 1,0705^t$	14,20	$0,01 < P < 0,01$	1,977

⁽¹⁾ Bourgeons après le traitement de levée de dormance.

⁽²⁾ Bourgeons au stade de débourrement.

3. Interprétation

Nous avons mis en évidence que *la vitesse d'absorption d'oxygène des bourgeons varie selon une loi linéaire en fonction du temps et selon une loi exponentielle en fonction de la température dans l'intervalle 15-30°C*. Ces résultats confirment ceux que nous avons déjà obtenus pour le *Merlau* (POUGET, 1963). Toutefois, quelques remarques importantes sont à faire :

1° La température de 10°C entraîne une forte réduction de l'absorption d'oxygène pour les trois cépages qui semblent se comporter à cet égard de manière analogue. Les valeurs de la vitesse de respiration à 10°C ne sont pas ajustables à la courbe exponentielle calculée. Le Q_{10} calculé entre 15 et 10°C d'après la relation

$$V_{(t + \Delta t)} = V_t \cdot Q_{10}^{\Delta t/10}$$

est égal à 6,67 pour le *Traminer*, 6,08 pour le *Merlau* et 8,35 pour l'*Ugni blanc* dans le cas des bourgeons après levée de dormance. Il est égal à 17,80 pour le *Traminer*, 15,61 pour le *Merlau* et 18,23 pour l'*Ugni blanc* dans le cas des bourgeons au stade de débourrement.

Cette réduction de la respiration à la température de 10°C est beaucoup plus importante que celle de la vitesse de débourrement. De plus elle semble d'autant plus forte que les bourgeons sont dans un état de croissance plus active. En effet, pour des bourgeons dormants la vitesse de respiration obéit à une loi exponentielle de 1 à 50°C (POUGET, 1963). Pour des bourgeons dont la dormance vient d'être levée artificiellement, la réduction de la respiration est telle que la loi cesse d'être applicable au-dessous de 15°C. Enfin, pour des bourgeons au stade de débourrement, donc en croissance active, la vitesse de respiration est encore plus fortement réduite. Il ne semble pas exister de différences de réduction selon les cépages.

2° Les Q_{10} calculés pour les trois cépages ne sont pas significativement différents les uns des autres. Ce résultat montre que les bourgeons appartenant à des cépages de rythmes végétatifs différents réagissent de la même façon à l'accroissement de la température.

3° D'autre part, nous remarquons que *les vitesses de respiration des trois cépages à une même température sont peu différentes*. Les bourgeons dont la dormance vient d'être levée ont toutefois une vitesse d'absorption d'oxygène beaucoup plus faible que ceux qui sont au stade de débourrement (tabl. 4). Ces derniers sont en effet en état de croissance active et présentent donc une intensité respiratoire accrue.

Ces résultats présentent un intérêt du point de vue physiologique puisqu'ils laissent apparaître que les cépages de précocité différente réagissent de manière identique en ce qui concerne la vitesse de respiration des bourgeons : leurs vitesses d'absorption d'oxygène et leur Q_{10} sont analogues. Nous pouvons par suite en conclure qu'il n'y a pas de relation apparente entre la vitesse de débourrement à une température donnée, qui diffère selon les cépages, et la vitesse de respiration à cette même température, qui est analogue pour des bourgeons dans le même état physiologique. Puisque les différences variétales de vitesse de débourrement ne peuvent s'expliquer par des différences analogues de la vitesse de respiration, il est vraisemblable qu'entrent en jeu d'autres processus limitants, conditionnés par la respiration et variables suivant la précocité des variétés. Ce point encore obscur nécessite une

étude approfondie du métabolisme des bourgeons et en particulier du mécanisme de leur croissance.

III. — RECHERCHE DE MÉTHODES D'APPRÉCIATION DE LA PRÉCOCITÉ DE DÉBOURREMENT

Dans les conditions naturelles, l'établissement d'une échelle de précocité de débourrement pour un certain nombre de variétés, qui paraît au premier abord d'une grande simplicité, se heurte en fait à de nombreuses difficultés si l'on cherche à atteindre une précision satisfaisante. En effet, les conditions thermiques variant d'une année à l'autre, l'échelle de précocité subit des fluctuations plus ou moins grandes qui modifient le classement des cépages. Ces fluctuations ne sont toutefois pas suffisamment importantes pour bouleverser complètement l'échelle de précocité établie mais leur amplitude, qui peut atteindre plusieurs jours, accroît l'imprécision de la méthode d'observation dans le milieu naturel.

La comparaison des échelles de précocité établies pour les mêmes cépages dans des milieux différents fait apparaître des fluctuations analogues imputables également aux variations thermiques annuelles. C'est pour cette raison que les classements de précocité de débourrement n'ont, pour une année et un milieu donnés, qu'une valeur relative et non absolue. Il est par suite évident que l'échelle de précocité n'acquiert de valeur que si elle est basée sur un plus grand nombre d'années et de milieux d'observation.

Outre ces fluctuations dues aux conditions climatiques annuelles, il faut envisager celles qui ont pour origine l'individu lui-même, c'est-à-dire le cep de vigne. Il est bien connu en effet que la précocité de débourrement dépend en particulier de l'âge et de la vigueur : les plantes jeunes et les plantes peu vigoureuses à sarments grêles débourent plus tôt. Le porte-greffe lui-même peut jouer un rôle dans certains cas, encore que son influence ne soit pas très bien précisée. Toutes ces raisons font qu'il apparaît difficile d'établir dans un milieu naturel une échelle de débourrement reflétant exactement l'ordre réel de précocité des cépages étudiés : la précision obtenue est cependant suffisante pour les besoins de la pratique. Mais si l'on veut faire une étude plus approfondie du rythme végétatif, il devient indispensable de recourir à des méthodes d'appréciation et de mesure beaucoup plus rigoureuses. Avant d'aborder l'étude critique de ces méthodes, il paraît nécessaire de dégager des principes généraux.

A. — PRINCIPES GÉNÉRAUX

Déterminer la précocité de débourrement revient à mesurer la vitesse de débourrement à une température donnée. Or, pour comparer entre elles les vitesses de différentes variétés, il importe avant tout de partir d'une origine commune, c'est-à-dire de choisir des bourgeons dans un même état physiologique. Nous avons montré plus haut que, dans les conditions naturelles, les bourgeons appartenant à des variétés de précocité de débourrement différente, ne subissent pas une évolution parallèle et ne se trouvent donc jamais au même moment dans un état physiologique identique.

Sur la figure 5 nous avons représenté schématiquement l'évolution de deux variétés A et B depuis l'entrée en dormance jusqu'au débourrement dans les conditions naturelles. Les deux variétés suivent une évolution différente, A entrant en dormance au temps t_1 et B au temps t_2 , A débourrant au temps t_5 et B au temps t_7 .

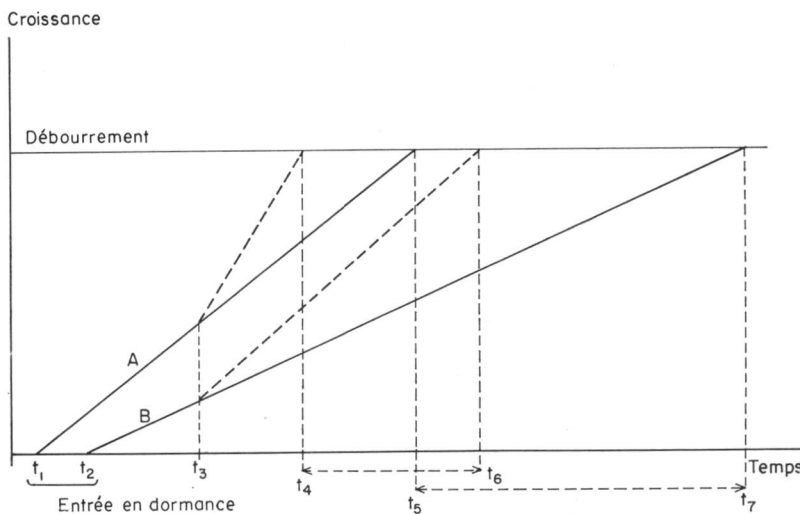


FIG. 5. — Schéma représentant l'évolution de deux variétés depuis l'entrée en dormance jusqu'au stade du débourrement

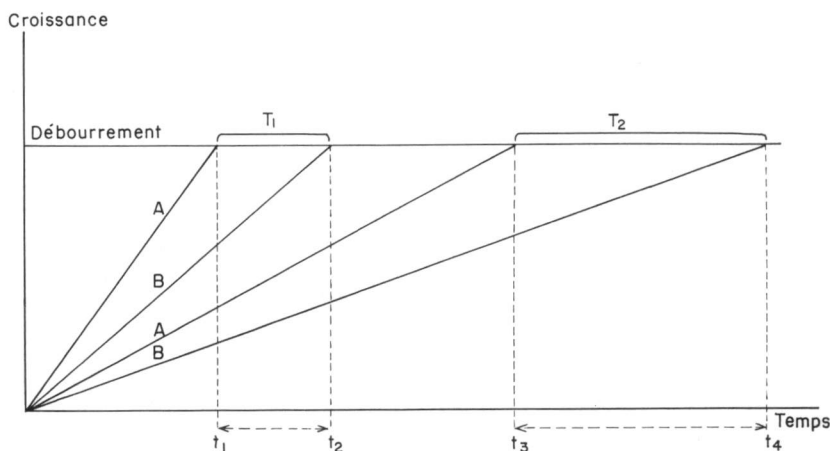


FIG. 6. — Schéma représentant l'évolution de deux variétés placées à deux températures de débourrement différentes

Si au temps t_3 nous prélevons des bourgeons des deux variétés pour les faire débourrer à 20°C par exemple, après levée artificielle de la dormance, A se trouve dans un état physiologique plus proche du débourrement que B. La vitesse de débourre-

ment à 20°C va augmenter et l'écart entre les dates de débourrement de A et de B sera égal à $t_6 - t_4$, inférieur à $t_7 - t_5$, écart observé dans les conditions naturelles. Les vitesses de débourrement de A et de B à 20°C ne sont donc pas comparables puisqu'au départ les bourgeons des deux variétés n'étaient pas dans le même état physiologique. Cet exemple fait ressortir la difficulté d'appréciation des écarts réels entre deux variétés de précocité de débourrement différente.

Pour augmenter la précision d'une échelle de précocité, il y a évidemment intérêt à accroître les écarts entre les dates de débourrement. La figure 6 représente deux variétés A et B placées à deux températures de débourrement (T_1 , T_2). La variété A, plus précoce, présente une vitesse de débourrement supérieure à la variété B. Alors qu'à la température T_1 l'écart entre les dates de débourrement est très faible ($t_2 - t_1$) il atteint une valeur beaucoup plus élevée ($t_4 - t_3$) à la température T_2 . La précision est donc augmentée dans ce dernier cas. Ainsi, il sera préférable, pour accroître les écarts entre les variétés, de choisir des températures de débourrement basses.

B. — MÉTHODES

Les méthodes que nous proposons pour apprécier la précocité de débourrement sont basées sur les résultats que nous venons d'exposer. Elles sont au nombre de deux : la méthode des températures basses et la méthode des températures élevées.

1^o Méthodes des températures basses

Nous avons montré d'une part, que les basses températures (5 et 10°C) exercent sur le débourrement un effet retardateur d'autant plus fort que les variétés sont plus tardives, et d'autre part, que l'écart entre les durées de débourrement est plus important aux températures basses. Il est donc possible, en utilisant cette propriété, de faire apparaître entre les variétés des différences de vitesse de débourrement. Pour cela, il suffit de prélever des bourgeons *pendant la phase de dormance*, de leur faire subir un traitement de levée de dormance (anaérobiose à 30° par exemple) et de les placer à des températures de débourrement de 5 et 10°C. L'observation des durées de débourrement (DD 50) permet d'établir un classement des variétés en fonction de l'effet retardateur des basses températures et des écarts des durées de débourrement.

Cette méthode présente l'avantage d'utiliser les différences d'état physiologique entre les variétés. Ce sont ces différences qui sont appréciées en même temps que l'effet retardateur des basses températures. De plus, la précision obtenue est très satisfaisante, car les écarts observés entre les vitesses de débourrement des variétés sont importants.

2^o Méthode des températures élevées

Nous avons mis en évidence que la vitesse de débourrement aux températures élevées (15, 20, 25 et 30°C) ne varie pas au cours du repos végétatif pour des bourgeons dont la dormance a été préalablement levée par un traitement approprié. Cette propriété nous permet d'établir une loi de variation de la vitesse de débourrement en fonction de la température et de calculer ainsi la *constante de précocité de débourrement* pour chaque variété. Les bourgeons, prélevés pendant la phase de post-dormance, subissent un traitement de levée de dormance (anaérobiose à 30°C

par exemple) et sont placés aux températures de débourrement de 15, 20, 25 et 30°C. Les valeurs des durées de débourrement observées permettent de calculer la courbe exponentielle de chaque variété et sa constante caractéristique.

Cette méthode donne des résultats moins précis que la précédente car les écarts entre les variétés sont plus faibles. Toutefois, elle apporte de précieux renseignements sur les caractères des variétés et complète parfaitement la méthode des températures basses.

Une étude précise du rythme végétatif doit comporter, outre les observations faites dans les conditions naturelles, les données caractéristiques fournies par les deux méthodes que nous venons d'exposer.

IV. — CONCLUSION

L'étude du rythme végétatif et des relations entre la dormance et le débourrement des bourgeons a permis de préciser certains caractères physiologiques et de différencier les cépages par ce moyen. Il nous est maintenant possible d'établir des distinctions entre des cépages de précocité de débourrement différente. Schématiquement, nous pouvons définir ces propriétés distinctives de la manière suivante :

1° Les cépages à débourrement précoce ont une dormance moins intense que les cépages à débourrement tardif :

a) ils exigent un traitement de levée de dormance plus court et possèdent une vitesse d'évolution physiologique plus rapide.;

b) ils sont moins sensibles à l'effet retardateur des basses températures sur le débourrement.

2° Les cépages à débourrement précoce ont une vitesse de débourrement supérieure à celle des cépages à débourrement tardif. Ils se caractérisent par une *constante de précocité de débourrement* plus élevée.

Mais, si plusieurs caractères permettent de différencier les cépages, il en existe malgré tout quelques-uns qui ne sont pas distinctifs :

1° Les cépages réagissent de la même façon à l'*accroissement de la température de débourrement*. Les valeurs du Q_{10} calculées sont analogues, quelle que soit la précocité du débourrement.

2° La vitesse de respiration des bourgeons varie en fonction de la température de la même façon pour tous les cépages étudiés. Les Q_{10} ne sont pas significativement différents les uns des autres.

L'ensemble de ces résultats apporte quelques précisions sur le rythme végétatif en général et sur les caractères physiologiques qui le déterminent. Ce n'est qu'une première étape de l'étude du déterminisme du rythme végétatif. De nouvelles recherches doivent être entreprises pour approfondir la connaissance de ces caractères et mettre en évidence des différences portant sur des réactions du métabolisme. C'est en effet au niveau du métabolisme cellulaire que réside le mécanisme physiologique qui détermine le rythme végétatif. La découverte de ce mécanisme fera progresser parallèlement notre connaissance du génotype des variétés.

Reçu pour publication en février 1966.

SUMMARY

A STUDY OF VEGETATIVE RYTHM : PHYSIOLOGICAL CHARACTERISTICS LINKED
WITH EARLINESS OF BUD BURSTING IN THE VINE

By studying the relations between bud dormancy and bud bursting, physiological characteristics have been defined which can be used to differentiate certain varieties of the vine.

The buds of four varieties (*Traminer*, *Merlau*, *Ugni blanc*, *Cabernet-Sauvignon*) were selected at different stages of dormancy and placed in bud bursting temperatures of 5, 10, 15, 20, 25, and 30°C after being submitted to a preliminary treatment for breaking dormancy (anaerobiosis at 30°C).

The oxygen absorption of the buds was measured with the Warburg apparatus at temperatures of 10, 15, 20, 25, and 30°C.

The early bud bursting varieties had the following characteristics : weaker dormancy (lower chilling requirement), lesser sensitivity to the retarding effect of low temperatures, a faster rate of physiological development, and a faster rate of bud bursting.

The rate of bud bursting was exponentially related to temperature, and the Q_{10} were similar for all the varieties. The rate of respiration of the buds was linearly related to time and exponentially related to temperature. The varieties did not differ in rate of respiration or in their Q_{10} values.

Two methods for determining the earliness of bud bursting are proposed : a low temperature method and a high temperature method. These methods facilitate the preparation of a scale of bud bursting of the varieties studied and the determination of their physiological characteristics.

ZUSAMMENFASSUNG

ERFORSCHUNG ÜBER VEGETATIVEN RHYTHMUS : PHYSIOLOGISCHE MERKMALE,
DIE MIT DER FRÜHREIFE DES KNOSPENAUSTRIEBS BEI DER REBE GEBUNDEN SIND

Die Untersuchung der Zwischenwirkungen zwischen dem Ruhezustand der Knospen und ihrem Austrieb erlaubte, die physiologischen Merkmale zu bestimmen, die die Sorten unterscheiden.

Die vier Sorten (*Traminer*, *Merlau*, *Ugni blanc*, *Cabernet-Sauvignon*), angehörenden Knospen wurden verschiedenen Ruhestandsstufen entnommen und Austriebstemperaturen von 5, 10, 15, 20, 25 und 30°C ausgesetzt, nachdem sie einer vorgehenden Behandlung zur Aufhebung des Ruhezustandes (Anaerobiose bei 30°C) unterworfen worden waren.

Die Sauerstoffabsorption der Knospen wurde bei Temperaturen von 10, 20, 25. und 30°C mit dem Warburg-Gerät gemessen.

Die Sorten mit frühzeitigem Knospenaustrieb zeichnen sich aus durch :

- einen weniger intensiven Ruhezustand (geringere thermischen Anforderungen) ;
- eine schwächere Empfindlichkeit gegenüber der aufhaltenden Wirkung der niedrigen Temperaturen ;
- eine raschere physiologische Entwicklung ;
- eine höhere Geschwindigkeit des Knospenaustriebs.

Die Gezwwindigkeit des Austriebs in Abhängigkeit von der Temperatur folgt einem Exponentialgesetz. Die Werte Q_{10} sind ähnlich für alle Sorten.

Die Atmungsgeschwindigkeit der Knospen ist eine lineare Funktion der Zeit und eine exponentiale Funktion der Temperatur. Die Sorten unterscheiden sich nicht durch die Atmungsgeschwindigkeit und auch nicht durch den Wert Q_{10} .

Zwei Beurteilungsmethoden für die Frühreife des Austriebs werden vorgeschlagen : die Methode der tiefen Temperaturen und die Methode der hohen Temperaturen.

Diese Methoden sollen zur Einführung von Skala der Frühreife des Austriebs und zur Bestimmung der physiologischen Merkmale der untersuchten Sortendiessen.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BIDABE B., 1963. Contrôle de l'époque de floraison du Pommier par une nouvelle conception de l'action des températures. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, **49**, 934-945.
- HUGLIN P., 1958. *Recherches sur les bourgeons de la Vigne : initiation florale et développement végétatif*. Thèse, Strasbourg.
- MATHER K., 1951. *Statistical analysis in biology*. 267 p., 4^e éd., Methuen and Co, Londres.
- MAY P., 1964. Über die Knospen und Infloreszenzentwicklung der Rebe. *Wein-Wissenschaft.*, **19**, 457-485.
- POUGET R., 1963. Recherches physiologiques sur le repos végétatif de la Vigne (*Vitis vinifera* L.) : la dormance des bourgeons et le mécanisme de sa disparition. *Ann. Amélior. Plantes*, **13** (hors série 1), 1-247.
- POUGET R., 1964 a. Observations sur la vitesse de débourrement de cépages de *Vitis vinifera* L. après levée artificielle de la dormance. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, **258**, 4333-4335.
- POUGET R., 1964 b. Essai d'appréciation de l'intensité de la dormance chez quelques variétés et espèces de Vigne. *Vitis*, **4**, 337-340.
- POUGET R., 1965. Nouvel aspect de la levée de dormance des bourgeons de la Vigne (*Vitis vinifera* L.) *C. R. Acad. Sci. Fr.*, **261**, 3868-3871.
- SAMISH R. M., 1954. Dormancy in woody plants. *Annu. Rev. Plant. Physiol.*, **5**, 183-204.
- ULRICH R., 1961. Le froid et le métabolisme des plantes. *Bull. Soc. Fr. Physiol. végét.*, **7**, 144-154.
- VEGIS A., 1964. Dormancy in higher plants. *Annu. Rev. Plant. Physiol.*, **15**, 185-224.
-

ESSAI D'UTILISATION D'INSECTES POLLINISATEURS (*BOMBUS LATR.*) DANS L'AMÉLIORATION DE LA FÉVEROLE (*VICIA FABA L.*)

P. BERTHELEM

avec la collaboration technique de R. VIERFOND

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches agronomiques de l'Ouest, 35-Rennes

SOMMAIRE

L'auteur présente un essai d'utilisation des Bourdons pour la pollinisation contrôlée d'une légumineuse à graines : la Féverole.

Les élevages ont été obtenus à partir de fondatrices capturées dans la nature et leur évolution a été suivie sous deux types de volières.

Leur activité pollinisatrice est mesurée à l'aide de différents critères sur deux sortes de croisements : Multiplication de lignées *Inbred* par croisement frère-sœur et Production de semence hybride F_1 sur une lignée mâle-stérile.

Les résultats enregistrés montrent l'intérêt de ces insectes pollinisateurs et soulignent certains problèmes qui restent à résoudre.

Le rôle des Apoïdes dans la pollinisation de nombreuses légumineuses est connu depuis fort longtemps (DARWIN, 1859). De même, les essais de domestication d'espèces sauvages, en particulier des bourdons (*Bombus* sp.), remontent à la fin du siècle dernier. Cependant, en France, l'étude systématique de la faune pollinisatrice et les tentatives de son utilisation contrôlée datent de 1959 où J. LECOMTE a commencé des recherches dans ce sens à la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux.

Agents de la fécondation croisée, leur importance économique a été bien établie pour la production de semences des principales légumineuses fourragères : Luzerne, Trèfle violet, Trèfle blanc. Pourtant leur application en sélection n'en est qu'à ses débuts et il nous a paru intéressant de l'étudier sur une légumineuse à graine : la Féverole (*Vicia Faba L.*).

A l'encontre des Légumineuses fourragères ci-dessus, cette espèce ne présente pas une allogamie stricte : l'absence ou la faiblesse relative des phénomènes d'incom-

patibilité permet une production de graines en autofécondation. Cependant la *nécessité du déclenchement de la colonne staminale* empêche l'autopollinisation naturelle de s'effectuer ou la réduit considérablement. Le déclenchement est réalisé en plein champ par les insectes qui viennent récolter le pollen ou le nectar par la face antérieure de la fleur. Son rôle exact sur le comportement de l'autopollen à l'égard des papilles stigmatiques de la fleur visitée n'est pas encore élucidé. Le butinage par les insectes a pour résultat pratique de déterminer une allogamie assez variable, de 20 à 60 p. 100 à l'intérieur de l'espèce, mais qui est plus faible et plus constante (30 p. 100) chez les types d'hiver qui nous intéressent plus particulièrement.

Aussi, dans une première étape, l'amélioration de la Féverole d'hiver a été entreprise par sélection généalogique de lignées issues de croisements Hiver $\times$ Printemps. L'autofécondation artificielle permettait d'y sélectionner les lignées les plus autofertiles. Les résultats obtenus par la recombinaison des facteurs les plus favorables des deux géniteurs indiquent le bien-fondé de cette méthode qui nous a permis d'atteindre un premier palier dans l'amélioration des rendements (120 p. 100 du géniteur d'hiver *Côte-d'Or*).

Toutefois, la *vigueur hybride* manifestée par le croisement de deux lignées *inbred* non parentes incite à exploiter l'hétérosis potentiel chez cette espèce. Ceci autoriserait un accroissement encore plus important des rendements tout en les rendant plus réguliers par suite d'une plus grande autofertilité observée chez les hybrides.

C'est à la réalisation de ces croisements contrôlés que les insectes pollinisateurs seront d'une utilité essentielle :

— *Croisements diallèles* entre un certain nombre de lignées afin de déterminer leur valeur hybride particulière.

— *Variétés synthétiques* expérimentales, formées par le croisement au hasard des lignées de base.

— *Véritables hybrides F_1* en utilisant les lignées mâle-stériles découvertes par D. A. BOND à Cambridge.

D'autre part, pour réaliser ce programme, le sélectionneur ne dispose bien souvent que d'un nombre de graines très limité pour chaque lignée à éprouver. Aussi leur multiplication par croisement frère $\times$ sœur est-elle très souhaitable, dès lors qu'elles atteignent un niveau d'homozygotie suffisant. Là encore les insectes pollinisateurs, pourront, par leur butinage, remplacer très avantageusement le déclenchement manuel.

Des travaux, souvent anciens, ont orienté le choix du pollinisateur : les Bourdons. Ceux-ci en effet, grâce à leur taille importante, déclenchent plus facilement les fleurs que les abeilles qui ne butineraient qu'après leur passage.

I. — OBTENTION ET ÉLEVAGE DES BOURDONS ⁽¹⁾

I — Condition de capture et choix de l'emplacement de nidification

Les reines fondatrices ont été capturées par de très chaudes journées du début du printemps, entre le 21 mars et le 1^{er} avril 1965, sur des fleurs de Saules, dans des prairies inondées des alentours de Rennes.

⁽¹⁾ Ce travail a été réalisé sur les conseils de M. A. POUVREAU de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux, Bures-sur-Yvette.

En trois sorties, 118 fondatrices représentant approximativement 93 *Bombus terrestris*, 16 *B. lapidarius*, 2 *B. hypnorum*, 1 *B. agrorum*, 1 *B. hortorum*, ont été attrapées. Elles ont été réparties dans quatre grandes volières de 9 m² de base et 2 m de haut se trouvant en plein champ et un compartiment de serre. Les *Bombus lapidarius* ont été regroupés dans une même volière. Sous ces volières, avait été semé du colza mais sa floraison trop tardive a obligé l'apport de pollen frais sous forme d'abord de chatons de Saules et de fleurs de navette ensuite, en attendant la floraison du colza. Leur alimentation en miel et en eau a été assurée pendant toute la durée des expériences.

Les cages d'élevage, du type de celles utilisées par A. POUVREAU (compartiment de nidification seul), étaient remplies au 2/3 de coton cardé écru et disposées sur des caisses en bois pour les isoler du sol. Leur orientation a été portée au Nord-Est après l'échec de celles qui avaient une orientation différente.

Le tableau 1 résume le comportement initial des fondatrices vis-à-vis des cages d'élevage que nous mettions à leur disposition pour nidifier.

TABLEAU I

Capture des fondatrices et adoption de la cage d'élevage

	Nombre de cages d'élevage							Nombre de fondatrices			
	Initial	habitées aux dates suivantes						Non habitées le 6-5	A	B	C
		13-4	15-4	17-4	23-4	28-4	30-4				
Volière 1	9	—	—	2	2	2	5	4	23	5	8
Volière 2	12	1	2	5	8	10	12	0	23	18	2
Volière 3 (1) ...	12	1	3	5	5	5	8	4	16	14	1
Volière 4	12	1	2	4	5	6	8	4	25	11	5
Serre.....	7	4	4	4	5	6	7	0	23	8	15
Total	52	7	11	20	25	29	40	12	110	56	31

A : Initial.

B : Ayant adopté une cage d'élevage.

C : N'ayant pas adopté de cage et transportées en serre le 17/5.

(1) *Bombus lapidarius* en majorité.

Globalement, le pourcentage de cages habitées un mois après la capture est de 77 p. 100 ; il atteint la totalité dans l'une des volières et dans la serre où les nids ont été adoptés plus rapidement. Les *B. terrestris* ont niché en nombre un peu plus élevé que les *B. lapidarius*, 76 p. 100 contre 67 p. 100 du nombre des cages, sous les volières. Pendant cette période nous avons enregistré la mort des représentants des autres espèces à l'exception d'un *B. agrorum*.

Les fondatrices n'ayant pas encore élu domicile le 6 mai ont été rassemblées dans la serre où elles avaient, pour cette seconde tentative, la possibilité d'adopter les 12 cages encore inhabitées. Le 20 mai il ne restait qu'une seule cage non adoptée.

II — Comportement ultérieur des reines sous les volières de pollinisation

Les cages d'élevage habitées ont été transportées sous des volières plus petites abritant les plantes à polliniser. Celles-ci n'étaient pas encore fleuries et l'alimentation des fondatrices a été poursuivie par apport de pollen frais (fleurs de navette et de colza).

Les volières de pollinisation étaient de deux types : les uns de 3 m de long, 0,60 m de large et 1,50 m de haut, étaient recouvertes de voile de rhovyl, les autres étaient plus petites (1 m de long, 0,50 m de large et 1,50 m de haut et recouvertes d'un grillage en matière plastique (clorène) à mailles beaucoup plus larges (1 mm) (fig. 1).

Le matériel végétal à polliniser était représenté par deux types de croisements :

— Multiplication par croisements frère-sœur ou « Sib » de lignées : toutes les plantes sont mâles fertiles, leur nombre par volière est de 12,3 sous les grandes volières et de 6,0 sous les petites.

— Croisements pour la création d'hybrides F_1 : les plantes choisies comme femelles sont mâle-stériles. L'origine génique de cette stérilité nous a obligé d'éliminer manuellement 50 p. 100 de plantes fertiles qui apparaissent dans la disjonction. A leur place nous avons transplanté les plantes choisies comme parent mâle. Sous les grandes volières il y avait en moyenne 6,4 plantes mâles-stériles et 7,4 plantes pollinisatrices ; sous les petites, il n'y en avait respectivement que 5,0 et 4,5.

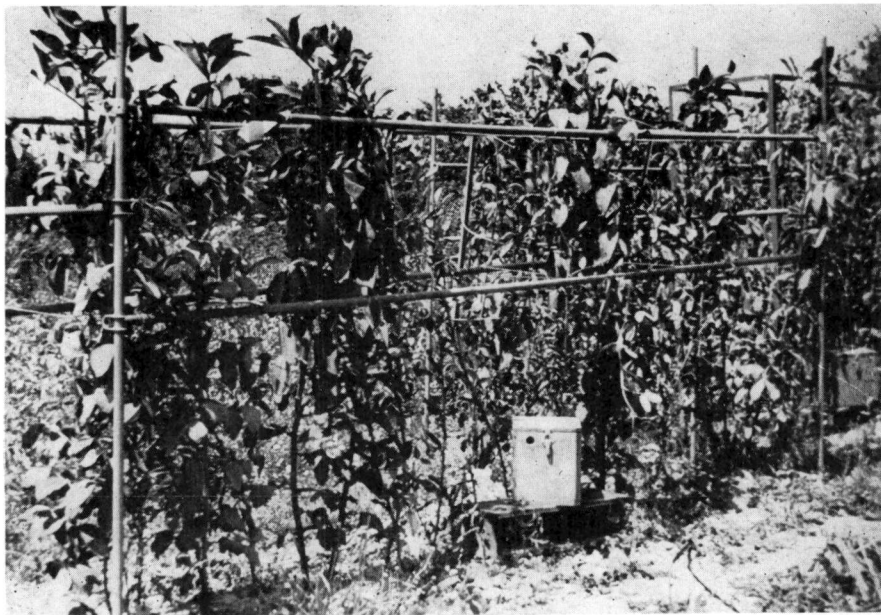


FIG. 1. — Production d'hybrides F_1
(cage d'élevage sous grande et petite volière)

Du fait de l'exiguïté des volières et pour ne pas troubler le comportement des fondatrices, les résultats des élevages ont été constatés le 29 juin, à la fin de la période de floraison des féveroles. Ils forment cinq catégories :

1. Nidification et reproduction effective : constitution d'une petite colonie comprenant quelques ouvrières (dates d'apparition des ouvrières).
2. Nidification avec construction de cellules mais échec de la reproduction.
3. Ébauche de nid, sans construction de cellules cireuses.
4. Adoption des cages d'élevage sans « nidification » avec survie de la fondatrice.
5. Adoption des cages d'élevage sans essai de nidification, mort des fondatrices ou abandon de la cage. (Remplacement par plusieurs bourdons capturés dans la nature le 20 mai.)

Le tableau 2 indique les pourcentages d'élevages entrant dans ces catégories, pour chaque type de volière et chaque type de croisement. Les deux tentatives d'élection du domicile sont également présentées séparément.

Sous les grandes volières, les fondatrices ayant élu domicile avant le 30 avril ont présenté 67 p. 100 d'éclosion alors qu'il n'y en a eu que 27 sous les petites. De même ce pourcentage décroît de 64 à 22 p. 100 des croisements « Sib » à la création de F_1 .

Ces résultats laissent à penser que les élevages ont manqué d'alimentation en pollen à partir du début de la floraison des féveroles, quand nous avons arrêté leur approvisionnement artificiel. Cette sous-alimentation est d'autant plus nette que le nombre de plantes pollinisatrices est plus faible.

Cependant l'initiation à la nidification avait débuté avant le transport des reines sous les volières ; c'est ce qui permet de supposer le total des cages présentant une certaine activité de reproduction : il ne varie que de 73 à 86 p. 100 quel que soit le type de volière ou du croisement.

En ce qui concerne la deuxième tentative, composée de fondatrices n'ayant pas encore recherché un emplacement le 6 mai, seulement 17 p. 100 des reines ont fondé une colonie. Cette nidification beaucoup plus faible pourrait s'expliquer par leur état sanitaire (parasitage par Nématode) ainsi que l'a signalé A. POUVREAU.

D'une façon globale le pourcentage d'éclosions a été de 38,5 p. 100 sur 52 cages d'élevages présentées à 118 reines capturées dans la nature à la sortie d'hibernation.

TABLEAU 2

Comportement des Élevages

(Résultats en p. 100 du nombre de cages d'élevage)

Évolution des élevages	1 ^{re} tentative du 21-3 au 6-5									2 ^e tentative du 6-5 au 20-5	Total
	Grandes volières			Petites volières			Moyenne				
	Sib.	F ₁	moy.	Sib.	F ₁	moy.	Sib.	F ₁	moy.		
Éclosion	73	57	67	55	—	27	64	22	45	17	38,5
Nid sans éclosion ...	—	29	11	18	46	32	9	39	23	8	19,2
Ébauche de nid	—	—	—	9	27	28	5	17	10	8	9,6
Absence de nid	18	—	11	9	9	9	13	5	10	50	19,2
Remplacé le 20-5....	9	14	11	9	18	14	9	17	12	8	11,5
Non habité le 20-5 ..	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	1,9
Valeur de 100 (nombre de cages)	11	7	18	11	11	22	22	18	40	12	52

TABLEAU 3

Comparaison des élevages de B. terrestris et B. lapidarius

Évolution des élevages	<i>Bombus terrestris</i>			<i>Bombus lapidarius</i>		
	1	2	3	1	2	3
Nombre d'éclosions :						
au 3 mai	—	—	—	9	6	6
au 17 mai	13	5	14	18	12	12
au 1 ^{er} juin	16	6	6	18	12	—
au 10 juin	19	7	—	18	12	—
au 20 juin (total des éclosions) .	40	16	7	45	31	8
Nid	21	9	4	9	6	4
Ébauche de nid	5	2	—	18	13	—
Absence de nid	24	10	—	9	6	—
Remplacé le 20 mai	10	4	—	18	13	—
Total des cages habitées	100 = 38	41		100 = 11	68	
Total des fondatrices		100 = 93			100 = 16	

1 = Nombre d'élevages exprimé en p. 100 du nombre de cages habitées.

2 = Nombre d'élevages exprimé en p. 100 du nombre initial de fondatrices.

3 = Nombre moyen de cellules par nid.

III — *Précocité et importance des colonies*(Comparaison du comportement de *B. terrestris* et *B. lapidarius*)

Lors de la capture en fin mars il y avait 82 p. 100 de *B. terrestris* et 14 p. 100 de *B. lapidarius*. Leur comportement en espace confiné est exposé dans le tableau 3.

Les éclosions d'ouvrières, étagées sur près d'un mois et demi, sont apparues trop tard par rapport à la floraison de la Féverole d'hiver (du 30 avril au 15 juin en moyenne). A cet égard, il apparaît peu de différences entre les deux espèces de Bourdons.

Toutefois, rapporté au nombre initial de fondatrices *B. lapidarius* semble avoir eu une activité de nidification et un taux d'éclosion plus importants que *B. terrestris*. En effet, sur 100 des premières, 68 ont niché, 50 ont commencé à faire leur nid et 31 ont fondé une colonie alors que pour *B. terrestris* ces chiffres sont respectivement de 41 p. 100, 27 p. 100 et 16 p. 100. Les reines de *B. lapidarius* semblent avoir une plus grande vigueur : dans trois cas une fondatrice des deux espèces avait élu domicile dans la même cage et c'est la reine de *B. lapidarius* qui, après avoir éliminé sa rivale, fonda une colonie.

Les nombres moyens de cellules par nid reflètent la sous-alimentation et les conditions assez précaires des élevages. Quatre nids seulement avaient de 20 à 25 cellules et des ouvrières très actives. Les nids fabriqués sans apparition d'ouvrières ont peu de cellules (4), dans la plupart des cas ils étaient mangés. Dans certains autres, des cellules encore fermées contenaient des larves parasitées.

Enfin, certaines cages contenaient simplement un amas circieux, ébauche de nid, signe probable d'un mauvais état sanitaire et alimentaire.

II. — ÉTUDE DE L'ACTIVITÉ POLLINISATRICE
OU DE L'EFFICACITÉ DE LA POLLINISATION

Dans les multiplications « Sib », toutes les plantes sont fertiles ; le butinage des bourdons a pour conséquence le déclenchement de la colonne staminale, permettant à l'autopollen de germer sur les papilles stigmatiques, et détermine l'autofécondation au sens strict. En même temps, le pollen qui reste accroché sur leur corps et leurs pattes, peut aussi être déposé sur le stigmate. Ce pollen étranger à la fleur peut provenir de la même plante : il y a alors geitonogamie qui au point de vue génétique provoque aussi de l'autofécondation. Il peut provenir aussi d'une plante-sœur : le croisement frère $\times$ sœur est alors réalisé. Sur des lignées théoriquement pures, c'est-à-dire complètement homozygotes, ce croisement revient aussi à de l'autofécondation. Cependant sur des lignées d'inbreeding moins avancées il permet, par la fécondation croisée, de maintenir à l'état hétérozygote des allèles mineurs, évitant ainsi une trop forte perte de vigueur.

Dans l'analyse de l'activité pollinisatrice des bourdons il sera difficile de scinder la part qui revient à chacun de ces processus.

Par contre, dans la création d'hybrides F_1 , les gousses formées sur la plante mâle stérile seront nécessairement le résultat d'une pollinisation croisée effectuée par les bourdons. L'analyse de la fructification de ces plantes femelles pourra nous renseigner sur l'efficacité réelle de la pollinisation par les bourdons.

I. — *Résultats globaux*

Le tableau 4 rapporte l'analyse des facteurs de la productivité des plantes pollinisées. Pour que les résultats soient comparables, ils sont présentés par type de volière et par type de croisement réalisé.

Le nombre de graines par gousse est le facteur le plus régulier et le moins affecté par les conditions de pollinisation. Cela laisse supposer que lors de la visite d'une fleur, le pollen apporté ou libéré l'était en quantité suffisante pour féconder les ovules présents. Il en résulte que les critères basés sur le nombre de graines seront le reflet de ceux calculés sur les nombres de gousses. Parmi ceux-ci le plus important est le nombre moyen de gousses par fleur.

TABLEAU 4
Activité pollinisatrice globale

Nombres de gousses	Multiplications « Sib »				Création de F ₁			
	Sous volières		En % de la fécondation libre		Plantes femelles		Plantes mâles	
	I ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	I	II	I	II	I	II
Par volière	508	163	—	—	247	100	93	45
Par plante	41,4	27,3	120	61	38,7	19,9	12,6	10,0
Par talle	16,4	12,1	105	66	14,2	9,1	6,6	5,0
Par étage	1,49	1,23	101	87	1,00	0,84	0,64	0,65
Nombre de grains par gousse	2,80	2,72	104	95	2,32	2,47	2,71	2,53

⁽¹⁾ I = Grandes volières ; II = Petites volières.

L'exiguïté des volières nous a empêché d'y pénétrer pour déterminer la floraison de chaque plante.

Chez la Féverole, les fleurs sont disposées en grappes définies à l'aisselle des pétioles des feuilles sur chaque nœud florifère. Le nombre de fleurs par grappe varie de 4 à 5 à la base de la tige pour atteindre 6 à 8 vers son milieu et redescendre graduellement jusqu'à zéro au sommet de la tige en fin de floraison. D'une façon générale, en pollinisation libre, ce sont les fleurs de la base de la grappe qui produisent les gousses. Le nombre moyen de gousses formées par fleur est en général faible : 0,25.

La durée de la floraison sur une grappe moyenne de 7 fleurs, de l'anthèse de la première fleur à celle de la dernière, est d'environ 5 jours (Σt^o 70°). Tandis que le temps qui sépare l'ouverture de la première fleur d'un étage de celle de la première fleur du nœud, ou étage supérieur, est d'environ 2 jours et demi (Σt^o 35°). Il en résulte un chevauchement de la floraison d'un étage à l'autre. Pourtant, comme seulement 25 p. 100 des fleurs donnent une gousse et que celles-ci sont le plus souvent à la base de la grappe, le nombre de gousses formées par étage peut, dans une certaine mesure, renseigner sur l'activité de la pollinisation. C'est celui qui nous servira de base à nos comparaisons sans remplacer, certes, le nombre de gousses par fleur qui aurait été beaucoup plus précis.

La comparaison des multiplications « Sib » avec les mêmes lignées en fécondation libre permet de constater une activité pollinisatrice sous les grandes volières compara-

ble à celle des pollinisateurs naturels. Par contre, sous les petites volières, cette activité est nettement diminuée (fig. 2).

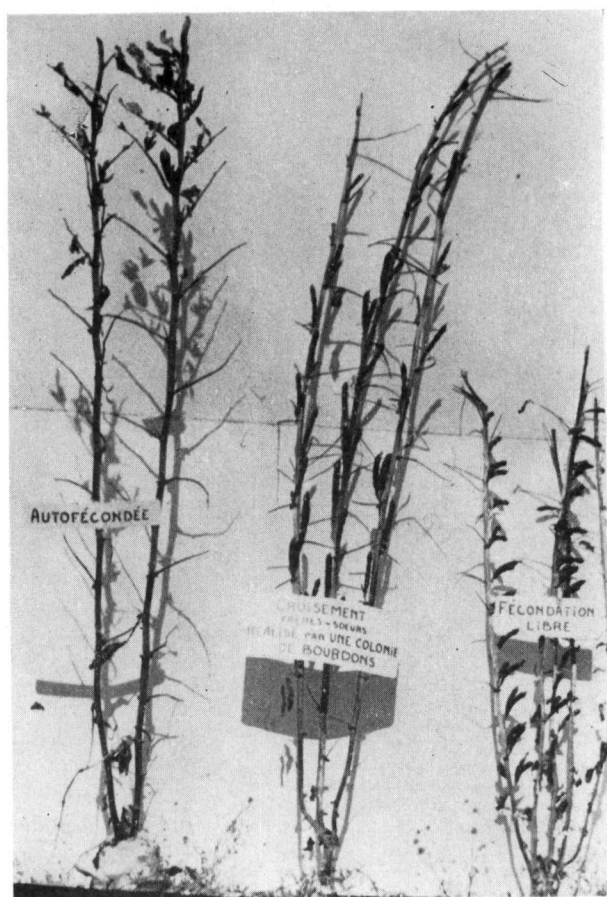


FIG. 2. — Comparaison de la pollinisation par les bourdons sur une multiplication « Sib » avec l'autofécondation et la pollinisation libre

Pour faire la part de ce qui revient à l'*autofertilité propre de la lignée* et des gousses formées grâce au déclenchement et à la pollinisation frère $\times$ sœur, il aurait été nécessaire d'avoir, sous les mêmes volières, les mêmes lignées en condition d'isolement ; le manque de matériel inerte et végétal nous en a empêché. Toutefois, à titre de comparaison, nous pouvons dire que des lignées très autofertiles produisent par autofécondation 0,70 à 0,80 gousse par étage, alors que des lignées à fort besoin de déclenchement n'en produisent que de 0,02 à 0,10. La moyenne se situant autour de 0,30 gousse par étage.

En ce qui concerne la création d'hybrides F_1 , les nombres de gousses formées par étage, pour les plantes mâle-stériles, donneront une idée plus exacte de l'*efficacité de la pollinisation croisée* réalisée par les bourdons. Celle-ci est à nouveau diminuée par la réduction de la taille des volières. Cependant, en conditions identiques, le

nombre de gousses formées est inférieur à celui obtenu par les croisements frères sœurs, dénotant soit une insuffisance de plantes pollinisatrices, soit une activité limitée des bourdons liée à une alimentation insuffisante en pollen. Il aurait été utile d'avoir, comme comparaison, la production obtenue par des plantes mâle-stériles laissées en fécondation libre pour savoir si l'absence de pollen ne constitue pas pour les bourdons un facteur défavorable d'attraction.

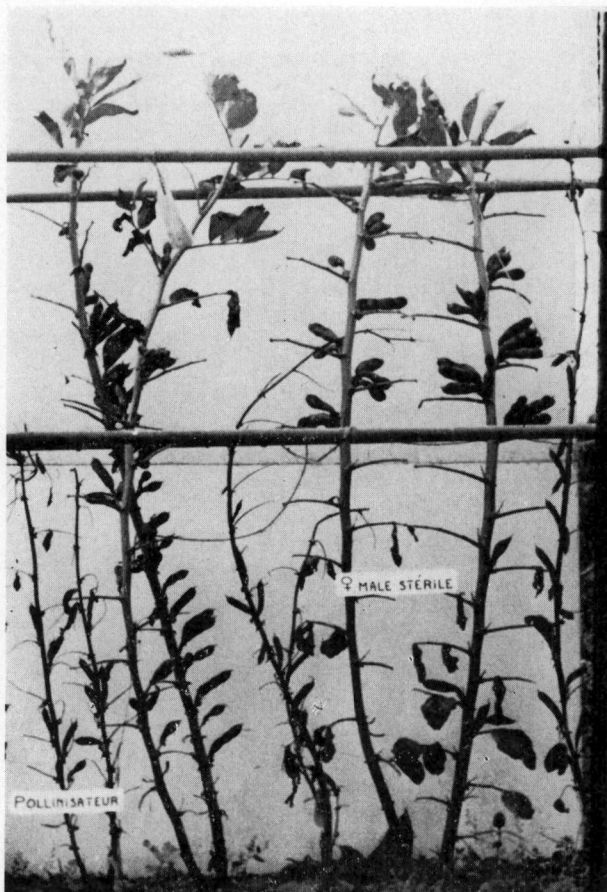


FIG. 3. — Résultats de l'efficacité de pollinisation sur une production d'hybride F_1

Les rendements obtenus par les lignées mâles, sur lesquels les bourdons ont opéré des croisements frères $\times$ sœurs, ne peuvent être pris en considération en raison de leur repiquage (fig. 3).

II. — *Activité pollinisatrice des élevages en fonction de leur développement*

Comme nous l'avons mentionné, cette expérimentation n'est qu'une première tentative d'utilisation pratique des pollinisateurs dans certains programmes de

sélection. Nous avons déjà souligné le développement et l'état sanitaire assez précaires de nombreux élevages. Il nous paraît cependant utile, même dans ces conditions, de tenter d'étudier leur activité pollinisatrice en fonction de leur stade. Pour plus de précision, nous avons porté, en outre, dans les tableaux 5 et 6, les rendements en gousses relevés sur la tige principale évitant ainsi un chevauchement des ramifications secondaires qui sont généralement un peu plus tardive.

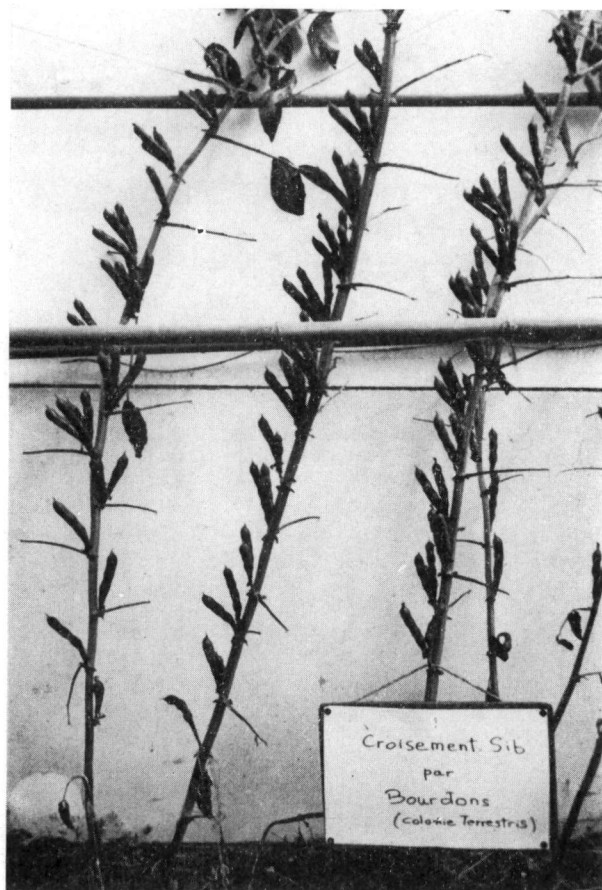


FIG. 4. — Résultat de la pollinisation sur une multiplication « Sib »

Les nombres de gousses par plante sont plus élevés quand il y a eu éclosion d'ouvrières sous les grandes volières. Cependant, ramenée à la tige principale ou au nombre d'étages contrôlés, cette supériorité disparaît. Sous les petites volières, les résultats ne font pas apparaître une influence du stade de développement des élevages. Ceci s'explique aisément par l'apparition trop tardive des ouvrières par rapport à l'époque de floraison. Il est intéressant de souligner que dans ces conditions expérimentales une fondatrice, même sans manifester d'activité reproductrice, est capable de survivre pendant la durée de floraison de la Féverole et de provoquer, par son butinage,

une mise à fruit très appréciable. Certaines cages désertées ont été repeuplées le 20 mai par des reines de *B. lapidarius* qui étaient très nombreuses à cette époque dans la nature. Par crainte d'un échec de leur maintien en confinement sous les volières, nous en avons mis trois sous chacune d'entre elles. Leur activité pollinisatrice a été souvent très supérieure à celle des élevages.

Multiplications « Sib » (fig. 4).

TABLEAU 5

Activité pollinisatrice des élevages sur les multiplications « Sib »

Stades des élevages	Grandes volières				Petites volières			
	1	2	3	4	1	2	3	4
Éclosions précoces	5	544	43,4	1,58	2	172	22,4	1,23
Éclosions tardives	3	545	43,4	1,57	4	136	25,4	1,08
Nid	—	—	—	—	2	157	24,8	1,44
Ébauche de nid	—	—	—	—	1	154	38,5	1,36
Absence de nid	2	352	32,0	1,59	1	205	29,3	1,36
Remplacés le 20 mai	1	455	65,0	2,38	1	237	47,4	1,89

1 = Nombre d'élevages.

2 = Nombre de gousses par volière.

3 = Nombre de gousses par plante.

4 = Nombre de gousses par étage sur la tige principale.

Création de F_1 .

Il n'y a eu d'apparition de colonies que sous les grandes volières. Elles ont été très tardives ; ce qui explique que leur activité pollinisatrice n'ait pas été supérieure à celle des élevages sans éclosion.

TABLEAU 6

Efficacité pollinisatrice des élevages pour la création d'hybrides F_1
(Rendement des plantes femelles)

Stades des élevages	Grandes volières				Petites volières			
	1	2	3	4	1	2	3	4
Éclosion tardive	4	264	46,1	1,12				
Nid	1	316	45,1	1,37	3	86	17,3	0,78
Ébauche de nid	—	—	—	—	3	103	20,7	1,12
Absence de nid	1	291	48,5	0,92	2	72	14,3	0,65
Remplacés le 20 mai	2	155	21,55	0,82	1	185	37,0	1,13

1 = Nombre d'élevages.

2 = Nombre de gousses par volières.

3 = Nombre de gousses par plante.

4 = Nombre de gousses par étage sur la tige principale.

Sous les petites volières, les nombres de gousses hybrides sont beaucoup plus faibles. Il n'y a pas eu d'éclosion et le remplacement le 20 mai d'une cage désertée par 3 reines de *B. lapidarius* a encore été très bénéfique.

Du point de vue pratique, il est intéressant de souligner que de façon générale, les rendements en graines de ces croisements ont été très satisfaisants : ils sont de l'ordre de 44 et 22 q/ha pour les multiplications « Sib », sous les grandes et petites volières, avec des coefficients respectifs de multiplication par plante de 116 et 74.

Pour les semences hybrides, les rendements sont de 35 et 28 q/ha avec des coefficients de multiplication de 90 et 49. Le repiquage des parents mâles a réduit fortement leurs rendements qui sont respectivement de 6,8 et 6,3 q/ha sous les grandes volières et les petites, tandis que les coefficients de multiplication par plante s'abaissent à 34 et 25 graines par plante.

III. — Essai de représentation graphique

La floraison échelonnée le long de la tige chez la féverole permet de suivre dans le temps l'activité des insectes pollinisateurs. Une étude plus exacte nécessiterait la suppression des fleurs supérieures de chaque grappe en ne conservant que les quatre premières, ceci ne réduirait pas beaucoup le potentiel de production, puisque dans la nature seule une fleur sur quatre donne une gousse, et éviterait le chevauchement de la floraison d'un étage à l'autre.

Les graphiques (fig. 5 et 6) montrent l'évolution du nombre moyen de gousses par étage le long des *tiges principales*, donc en fonction du temps, pour deux multiplications « Sib », l'une sous grande volière avec comparaison avec la pollinisation libre, l'autre sous petite volière.

Dans les deux cas, les éclosions d'ouvrières ont été assez précoces mais sous la petite volière la pollinisation a été moins bonne.

Les graphiques (fig. 7 et 8) sont relatifs à des créations de F_1 .

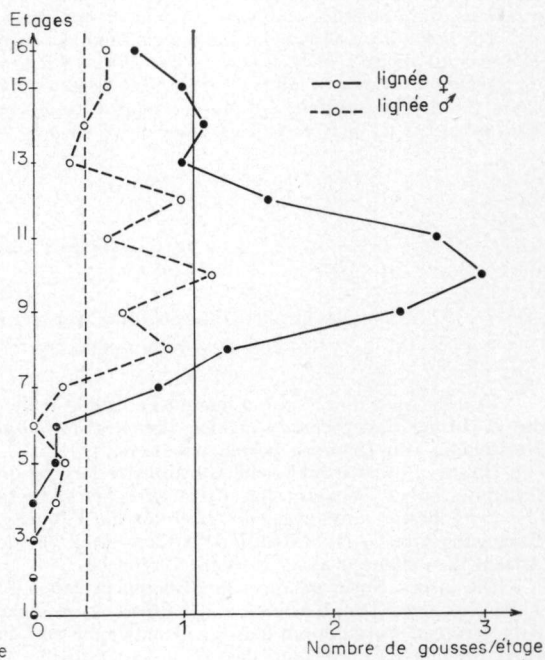
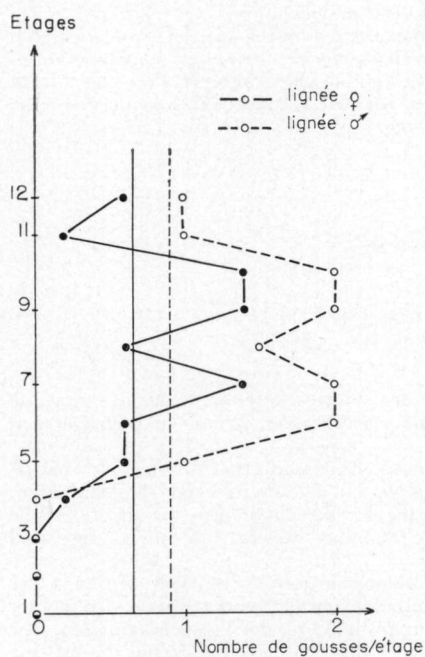
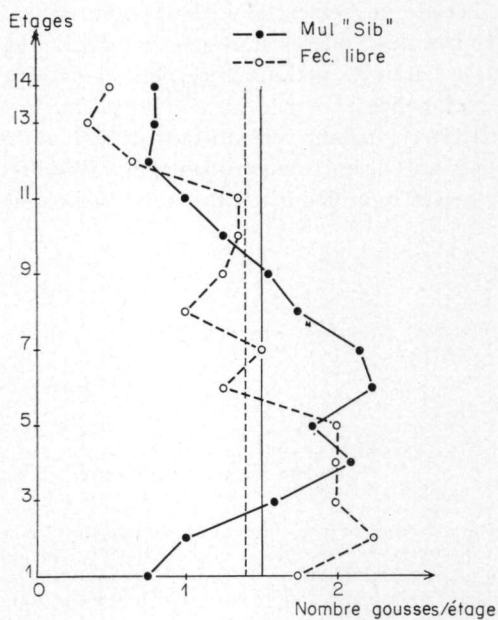
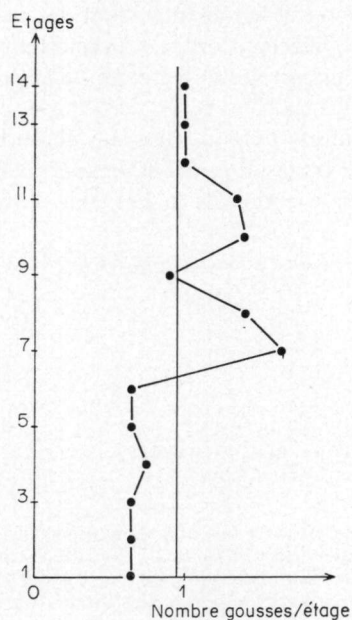
Le premier illustre l'activité pollinisatrice d'une reine de *Bombus lapidarius* mise sous volière quelques jours après le début de la floraison des féveroles, elle n'a manifesté aucun signe de reproduction. Les rendements sur les plantes mâles et femelles sont particulièrement parallèles.

Le second indique l'importance de l'efficacité pollinisatrice de trois *B. lapidarius* capturés le 20 mai en remplacement de la reine de *B. terrestris* qui avait disparu.

CONCLUSION

Cette étude préliminaire n'a pas la prétention d'indiquer quelles sont les méthodes permettant d'utiliser les Bourdons dans l'amélioration de la Féverole d'hiver, mais plutôt de mettre en évidence les obstacles rencontrés et les solutions qu'on peut leur apporter.

La difficulté d'obtenir des colonies importantes et précoces implique la poursuite d'études approfondies sur leur physiologie et leur écologie déjà entreprises dans les Stations spécialisées. La domestication complète de ces insectes serait très souhaitable car elle permettrait d'obtenir des fondatrices beaucoup plus tôt que dans les conditions naturelles.



L'étude de l'efficacité de leur pollinisation a montré le rôle important des caractéristiques des volières mises à leur disposition. Différents critères permettent de mesurer l'activité pollinisatrice, leur choix sera fonction des objectifs et de la précision recherchée.

Il est cependant réconfortant de voir les résultats obtenus dans les conditions très précaires de notre expérimentation. Ils nous ont permis de créer et d'expérimenter des variétés hybrides F_1 , étape importante dans la sélection de la Féverole d'hiver.

Reçu pour publication en février 1966.

SUMMARY

AN EXPERIMENT ON THE UTILIZATION OF POLLINATING INSECTS « BOMBUS » LATR.
IN THE IMPROVEMENT OF FIELD BEANS « VICIA FABA » L.

The existence of a 30 p. 100 rate of allogamy in winter field beans, and more especially the recent discovery in these plants of male sterility, has directed selection methods towards the utilization of potential heterosis. In order to exploit this to the full, numerous controlled pollinations would have to be made, and we have tried to use one of the natural pollinators of this species (*Bombus LATR.*) in order to help us effect them.

Two types of pollination were compared; one for the multiplication of inbred lines, the other for the production of F_1 hybrid seed. They were carried out in wire cages which differed in length and in the number of plants they contained.

The queens, captured in the field, founded colonies in 38 p. 100 of the cases. The appearance of the workers, too late in relation to the flowering of the field bean, was very much influenced by the type of crossing and by the size of the cages. These variations seemed to be linked, as was the weakness of the colonies, to insufficiency in the provision of fresh pollen.

The pollinatory activity of the insects bred has been evaluated on the basis of various criteria. The average number of pods formed per flower was the most precise; expressed as a function of the floriferous stages, it allows comparable results to be established, whatever the stage of the insects bred. The possibility of graphic representation has also been studied. This would allow the activity of the pollinators to be studied in relation to time.

ZUSAMMENFASSUNG

VERSUCHE EINER VERBESSERUNG DER ACKERBOHNE (« VICIA FABA » L.)
DURCH BESTÄUBER-INSEKTEN (« BOMBUS LATR. ».)

Um die Allogamie und die männliche Sterilität bei der Winterackerbohne zu benutzen, wurde die Züchtung dieser Pflanze an der *Station d'Amélioration des Plantes, Rennes* in Richtung von Herstellung von Heterosis-Sorten orientiert.

Dieses erforderte zahlreiche kontrollierte Bestäubungen. Es wurde versucht einen der natürlichen Bestäuber (*Bombus LATR.*) der Ackerbohne zu benutzen, um die Bestäubungen durchzuführen.

Zwei Bestäubungsorten, die einer für die Vermehrung der Inzucht-Linien, die andere für die Erzeugung von F_1 Hybridsaatgut wurden unter Versuchskammer, welche sich durch Länge und Anzahl der Pflanzen unterschieden, verglichen.

Die in der Natur gefangenen Königinnen haben Kolonien in durchschnittlich 38 p. 100 der Fälle gegründet. Das, hinsichtlich der Blütezeit der Ackerbohne, zu spät einsetzende Auftreten der Arbeiterinnen wurde durch den Kreuzungstypus und durch die Grösse der Versuchskammern, sehr stark beeinflusst. Es scheint, dass diese Unterschiede, sowie die Schwäche der Kolonien, auf eine ungenügende Versorgung der Insekten mit frischem Pollen zurückzuführen ist.

Die Bestäubungstätigkeit der Insektenkolonien wurde mit Hilfe verschiedener Kriterien abgeschätzt. Die durchschnittliche Zahl der für jede Blüte gebildeten Hülsen würde das genaueste Kriterium sein. Das beste Kriterium wird durch die Anzahl der Blüten in Funktion der blütentragenden Stufen ausgedrückt gegeben. Es liefert vergleichbare Ergebnisse, welches auch immer des Entwicklungsstadium der Kolonien sei.

Schliesslich wurde noch untersucht, ob es möglich ist, die Tätigkeit der Bestäuber-Insekten graphisch in Abhängigkeit von der Zeit darzustellen.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BERTHELEM P., 1964. Problèmes posés par l'amélioration de la Féverole d'hiver. *Fourrages*, n° 20, **64**, 94-105.
- BOND D. A., 1964. Male sterility in field bean (*Vicia faba* L.). *J. Agric. Sci. Camb.*, **63**, 229-243.
- LECOMTE J., 1959. Premières observations sur le comportement des insectes pollinisateurs de la luzerne. *Ann. Abeille* **2**, 277-284.
- LECOMTE J., TIRGARI S., 1965. Sur quelques pollinisateurs des légumineuses fourragères. *Ann. Abeille* **8**, 83-93.
- PICARD J., 1953. Recherches sur la Féverole. *Ann. Amélior. Plantes.*, **3**, 43-106.
- PICARD J., 1960. Données sur l'amélioration de la Féverole de printemps (*Vicia faba* L.). *Ann. Amélior. Plantes.*, **10**, 121-153.
- POUVREAU A., 1965. Sur une méthode d'élevage des Bourdons (*Bombus* LATR.) à partir de reines capturées dans la nature. *Ann. Abeille*, **8**, 147-159.
-

CHRONIQUE DES LIVRES

HUSSON R. et GRAF F. — MANUEL DE BIOLOGIE GÉNÉRALE A L'USAGE DES TRAVAUX PRATIQUES.
Fac. 1 : La cellule. Paris, Gauthier-Villars, 1966 (Collection d'Enseignement biologique), 112 p.

L'obligation pour les candidats aux licences de Sciences naturelles de posséder le certificat de Biologie générale a amené toutes les Facultés de Sciences à organiser l'enseignement correspondant.

Cet ouvrage paraîtra en plusieurs fascicules correspondant aux différents centres d'intérêt du programme.

Bien que ce manuel s'adresse à des étudiants ayant déjà un certain bagage biologique, l'auteur a estimé indispensable de donner une part importante à l'exposé théorique, ceci dans le but de rappeler et de compléter les connaissances antérieurement acquises, exposé qui pendant l'année peut être fait en dehors et durant la séance. D'autre part le matériel proposé pour illustrer un chapitre est donné à titre d'exemple et pourra être remplacé par tout autre matériel adéquat.

Ce manuel est destiné non seulement aux étudiants qui préparent une licence de Sciences naturelles mais aussi à tous ceux dont l'orientation des études les conduit à ne rien ignorer des grands problèmes biologiques.

RAVEL D'ESCLAPON G. de. — VARIÉTÉS DE POMMES AMÉRICAINES. Paris, Perrin, 1965, 265 p.

Cette belle édition est riche d'un grand nombre de renseignements puisés à des sources extrêmement diverses. Elle représente de grands efforts de documentation et, à ce titre, peut justement être accueillie avec intérêt par les professionnels de l'arboriculture fruitière et ses techniciens qui en préciseront des données dans leurs conditions de culture et d'observations.

Les descriptions succinctes, des variétés d'origine américaine, représentent une utile information qui devra être complétée par les résultats d'observations et recherches expérimentales poursuivies par des pomologistes.

B. S.

LE GLORU P. et BOULAY H. — MÉTHODES MODERNES DE CONDUITE DES ARBRES FRUITIERS. Paris, Perrin, 1965, 229 p.

La présentation claire et précise des techniques adaptées aux conditions modernes de conduite des arbres fruitiers, rend aisée la lecture de cet ouvrage.

Destiné aux arboriculteurs professionnels ainsi qu'aux étudiants de l'enseignement agricole, il est empreint à la fois d'un esprit pratique éveillant ou stimulant le sens de l'observation, et du désir d'ouvrir de larges horizons sur de plus vastes problèmes concernant la biologie des arbres fruitiers. « Notre souci est constant — nous disent les auteurs — de souligner l'influence des multiples facteurs qui gouvernent la physiologie de l'arbre. Leurs répercussions sur les modalités de la conduite, de la formation et de la fructification, sont évidentes. »

Les données bibliographiques apportent des vues sur les récents progrès des recherches, sur leur complexité, ainsi que sur des problèmes d'économie moderne, qui doivent être résolus en collaboration avec enseignants et professionnels de l'arboriculture fruitière. Elles orientent le lecteur vers un besoin d'approfondissement, tout en le mettant en garde, dans la pratique, contre des applications irréfléchies, de données théoriques. Bon nombre des photos illustrant l'ouvrage, témoignent de l'expérience concrète des auteurs.

B. S.

MILTHORPE F. L. et IVINS J. D. — THE GROWTH OF CEREALS AND GRASSES. (PROCEEDINGS OF THE TWELFTH EASTER SCHOOL IN AGRICULTURAL SCIENCE, UNIVERSITY OF NOTTINGHAM, 1965). London, Butterworths, 359 p., 1966.

Consacré aux différents aspects physiologiques et écologiques de la croissance des céréales et des graminées fourragères, cet ouvrage contient 22 articles dus à divers spécialistes, et traitant des sujets suivants : la germination, la morphologie et la physiologie des céréales et des graminées au cours de leur phase végétative, l'induction de la floraison chez les graminées, les aspects physiologiques du rendement en grains chez les céréales et de la production de semences chez les graminées fourragères, le microclimat des céréales et graminées, l'influence des propriétés chimiques, physiques et biologiques du sol sur les graminées, la croissance des racines des céréales et graminées, l'influence de la lumière et de la température sur la croissance des céréales et graminées, leur nutrition minérale, leurs besoins en eau, les aspects biochimiques de la qualité chez les céréales et graminées, l'utilisation de leurs caractéristiques physiologiques pour leur sélection, les techniques culturales des céréales et graminées fourragères en vue d'une amélioration du rendement et de la qualité.

SIR JOSEPH HUTCHINSON, Ed. — ESSAYS ON CROP PLANT EVOLUTION (ESSAI SUR L'ÉVOLUTION DES PLANTES CULTIVÉES). — Cambridge University Press, 1965, 204 p.

L'ouvrage est divisé en huit chapitres rédigés par des auteurs différents.

Le premier chapitre est consacré aux débuts de l'agriculture dans le nord-ouest de l'Europe : les examens des vestiges végétaux conservés dans des sites préhistoriques privilégiés et l'étude des grains de pollen fossiles conservés dans les séries stratigraphiques permettent de donner la fréquence des principales espèces végétales à une époque déterminée.

Chacun des six chapitres suivants traite de l'évolution des principales plantes de grande culture dans le monde, maïs (P. C. MANGELSDORF), sorgho (H. DOGGETT), les céréales des pays tempérés : blé, orge, avoine, seigle (G. D. H. BELL), la pomme de terre (K. S. DODDS), les plantes fourragères (J. P. COOPER). Un chapitre écrit par RILEY est consacré à la cytogénétique du blé, le dernier chapitre écrit par J. B. HUTCHINSON sert de conclusion à l'ouvrage.

Pour chacune de ses espèces, l'auteur retrace la phylogénie du groupe auquel elle appartient et cite les différentes hypothèses que l'on peut émettre quant aux formes sauvages qui lui ont donné naissance. Selon les phénomènes évolutifs qui ont été à l'origine de la plante cultivée, allopolyploidie pour les blés et l'avoine, autopolyploidie prépondérante pour la pomme de terre, variabilité génétique au niveau diploïde pour le seigle, l'orge, le maïs avec pour cette dernière espèce introgression de caractères des formes tripsacum et téosinte, le sélectionneur peut établir son programme de recherches et prévoir l'amplitude des variations qu'il peut raisonnablement attendre.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 27, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles séparées seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — le titre du mémoire : il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — le nom des auteurs, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — le nom des techniciens ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; — le nom de l'établissement, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) *sommaire* : résumé suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction*, dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusion* ; f) *résumé* destiné à être traduit en anglais comportant une analyse complète de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborations, les fonds, les dons... ; h) *références bibliographiques*.

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très complet placé en tête de l'article. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de et al. A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la dat. de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) ; le titre du périodique en abrégé selon la World List of Scientific Periodicals, ou le Bulletin Signalétique du C. N. R. S. ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit.

Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés à l'état de projets, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : soit + 0,5, soit × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des Annales est : 16 × 12,5 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur feuilles séparées et porter les numéros des figures.

Correction des épreuves : les auteurs recevront deux épreuves à corriger. Les corrections « d'auteur » ne sont autorisées que sur le premier jeu d'épreuves.

Envoi du manuscrit : M. MAYER, Centre national de Recherches agronomiques, Versailles (Seine-et-Oise), France. On demande deux exemplaires.

AMÉLIORATION DES PLANTES.

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, PARIS-VII^e. Tél. : INV. 41-09.

Directeur général : J. BUSTARRET

Inspecteurs généraux : G. DROUINEAU
R. FÉVRIER
P. MORNET

Rédaction des Annales

Pour l'ensemble des Séries : J. BUSTARRET

Agronomie. — S. HÉNIN, Chef du Département Agronomie.

H. GESLIN, Chef du Département Bioclimatologie.

Physiologie végétale. — Y. COÏC, Chef du Département Physiologie végétale.

Amélioration des Plantes. — R. MAYER, Chef du Département Génétique et Amélioration des Plantes.

Épiphyties. — H. DARPOUX, Chef du Département Pathologie végétale.

B. TROUVELOT, Chef du Département Zoologie agricole.

G. VIEL, Directeur du Laboratoire de Phytopharmacie.

Abeille. — J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux.

Zootéchnie. — A.-M. LEROY, Professeur honoraire à l'Institut national agronomique.

R. FÉVRIER, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

R. PÉRO, Chef du Département Recherches sur l'Élevage.

J. POLY, Chef du Département Génétique animale.

Technologie agricole. — M. FLANZY, Chef du Département Technologie des Produits végétaux.

G. MOCQUOT, Chef du Département Technologie des Produits animaux.

Biologie animale, Biochimie, Biophysique. — A. FRANÇOIS, Chef du Département Recherches de Nutrition.

C. THIBAUT, Chef du Département Physiologie animale.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION :

Service des Publications de l'I. N. R. A.,

route de Saint-Cyr, 78-VERSAILLES, Tél. : 950-75-22

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1966

	FRANCE	ÉTRANGER	LE N°
AGRONOMIE	75 F	81 F	15 F
AMÉLIORATION DES PLANTES	55 F	59 F	15 F
ÉPIPHYTIES	55 F	59 F	15 F
ZOOTÉCHNIE.....	55 F	59 F	15 F
TECHNOLOGIE.....	55 F	59 F	15 F
BIOLOGIE ANIMALE	55 F	59 F	15 F
PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE	50 F	54 F	14 F
ABEILLE	40 F	44 F	12 F

Chaque demande de changement d'adresse doit être accompagnée de 1 F en timbres-poste.

Les demandes d'abonnements doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78-VERSAILLES.

Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I. N. R. A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U.N.E.S.C.O.

Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles. A Paris, bureau de vente, 149, rue de Grenelle.

TABLE DES MATIÈRES

S. ESSAD. — Recherches sur l'origine des hybrides naturels <i>Festuca loliacea</i> 2n et 3n par la morphologie et la cytogénétique comparatives	5
Yvonne CAUDERON. — Étude cytogénétique de l'évolution du matériel issu de croisement entre <i>Triticum aestivum</i> et <i>Agropyron intermedium</i> . I. — Création de types d'addition stables.....	43
G. SOLIGNAT. — La xénie, manifestation précoce de l'hétérosis chez le châtaignier.....	71
R. POUGET. — Étude du rythme végétatif : caractères physiologiques liés à la précocité de débourrement chez la vigne	81
P. BERTHELEM. — Essai d'utilisation d'insectes pollinisateurs (<i>Bombus</i> LATR.) dans l'amélioration de la Féverole (<i>Vicia faba</i> L.)	101
<i>Chronique des livres.</i>	117

CONTENTS

S. ESSAD. — Comparative cytogenetic and morphological research on the origin of the natural hybrids <i>Festuca loliacea</i> 2n and 3n.....	5
Yvonne CAUDERON. — Cytogenetic study of the material resulting from a cross between <i>Triticum aestivum</i> and <i>Agropyron intermedium</i> . I. — Creation of stable addition lines....	43
G. SOLIGNAT. — Xenia, early manifestation of heterosis in the sweet chesnut	71
R. POUGET. — A study of vegetative rythm : physiological characteristics linked with earliness of bud bursting in the vine	81
P. BERTHELEM. — An experiment on the utilization of pollinating insects (<i>Bombus</i> LATR.) in the improvement of field beans (<i>Vicia faba</i> L.)	101
<i>Book review.</i>	117